АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVIII

11

НОЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1963 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Чл.-корр. АН СССР *А. А. Авакян*, *Н. А. Аврорин*, акад. ВАСХНИЛ и акад. АН УССР *П. А. Власюк*, *П. А. Генкель* (зам. главного редактора), *Л. В. Кудряшов*, *М. В. Культиасов*, чл.-корр. АН СССР *В. Ф. Купревич* (главный редактор), *С. С. Прозоров*, *В. И. Разумов*, *К. А. Соболевская*, *Б. А. Тихомиров*, *А. А. Шахов*, чл.-корр. АН СССР *Б. К. Шишкин*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора)

EDITORIAL BOARD

A. A. Avakyan, *N. A. Avrorin*, *P. A. Henckel* (Associate Editor), *L. V. Kudryashov*, *M. V. Kultiassov*, *V. F. Kuprevicz* (Editor-in-Chief), *S. S. Prozorov*, *V. I. Razumov*, *K. A. Sobolevskaya*, *B. A. Tikhomirov*, *A. A. Shakhov*, *B. K. Schischkin*, *P. A. Vlassiuk*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor)

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

581.543 : 581.522.4.056

Т. К. Горышина

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕЗОННОЙ РИТМИКИ РАННЕВЕСЕННИХ ДУБРАВНЫХ ЭФЕМЕРОИДОВ

С 8 рисунками

(Получено 1 IX 1962)

Сезонная ритмика ранневесенних растений давно привлекает внимание ботаников своей необычностью. Чрезвычайно краткая вегетация, приуроченная к холодному периоду ранней весны, когда развитие других растений еще не начинается; длительный покой, совпадающий с оптимальным сочетанием условий для вегетации в наших широтах, наконец, удивительная способность к подснежному росту и развитию в зимние месяцы — все эти своеобразные черты делают раннёвесенние растения одним из интереснейших объектов для изучения. Раскрытие закономерностей, управляющих ритмикой ранневесенних растений, представляет не только теоретический, но и практический интерес, поскольку многие представители этой группы являются декоративными. Ряд дикорастущих ранневесенних видов может использоваться не только в практике озеленения, но и в качестве выгоночных культур в осенне-зимнее время.

К настоящему времени в литературе накоплен значительный материал по развитию ранневесенних растений в природных условиях (А. В. Кожевников, 1931, 1937, и др.; Т. Т. Трофимов, 1939, 1952, 1954, и др.), но очень мало попыток объяснить особенности их ритмики экспериментальным путем. Работы Манна и Льюиса (Mann a. Lewis, 1956), З. Н. Филимоновой (1958), И. П. Савоськина (1959), В. В. Скрипчинского и Вл. В. Скрипчинского (1961) показывают, что именно применение эксперимента в контролируемых условиях в сочетании с наблюдениями в природе представляет наилучший путь к изучению ритмики этой своеобразной группы растений.

Настоящая работа посвящена экспериментальному анализу ритмики двух ранневесенних видов, доминирующих в весеннем аспекте травяного покрова лесостепных дубрав — пролески сибирской *Scilla sibirica* Andrews и хохлатки Галлера *Corydalis halleri* Willd.

Была поставлена задача определить температурные оптимумы на разных этапах периода покоя, сроки и условия выхода из состояния покоя. Мы ограничились изучением влияния одного лишь температурного фактора, исходя из предположения, что именно он является в этот период основным, поскольку свет и влага в окружающей среде не имеют существенного значения для подземных покоящихся органов эфемероидов.

Луковицы пролески и клубеньки хохлатки были собраны в мае 1961 г. (сразу же после окончания вегетации) в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» (Белгородская обл.). Экспериментальная часть работы была выполнена в Петергофском биологическом институте Ленинградского университета в 1961—1962 гг. Она заключалась в воздействии на покоящиеся органы различных постоянных температур в разные сроки. Более подробно схема опытов приводится ниже.

Первый вопрос, возникающий при изучении ритмики эфемероидов, — о глубине и сроках их покоя. Как известно, надземная вегетация у дубравных эфемероидов длится весной около полутора месяцев, после чего

у них отмирают как зеленые части, так и корни, и растения впадают в летний покой. Многие авторы (Никитина, 1957; Савоськин, 1959; Тихонова и др., 1961) считают, что в применении к эфемероидам (лесным и степным) нельзя говорить о полном органическом покое, так как в их подземных органах летом идут интенсивные процессы морфогенеза. Например, Е. И. Устинова (1949, 1958) показала, что уже в конце июня—начале июля в луковицах пролески сибирской начинаются митозы; у *Ornithogalum umbellatum* эмбриональное развитие начинается в первой половине августа (Прозина, 1949). К. К. Никитина (1957) уже в июле отмечала формирование пазушных почек в луковицах тюльпана *Tulipa biebersteiniana*. Полный покой у эфемероидов, по-видимому, наблюдается только в первые несколько недель после окончания вегетации.

Первые внешне заметные признаки начала развития отмечаются у дубравных эфемероидов в сентябре (укоренение и появление ростка из луковицы). Является ли в это время состояние покоя уже пройденным? Если это так, то растения должны быть уже способны к дальнейшему развитию при наличии благоприятных условий. В серии наших опытов, начиная с сентября, укорененные луковицы и клубеньки переносились ежемесячно из природных условий в тепло (18—20°). Как показывают данные табл. 1, у растений, взятых из природы в сентябре и октябре, рост шел чрезвычайно медленно: ростки показались над почвой только через 50—60 дней. Бутонизация в этих вариантах так и не наступила (растения отмерли раньше, чем показались бутоны). Таким образом, несмотря на появление корней и ростков, в сентябре—октябре эфемероиды еще не вышли окончательно из состояния покоя, поскольку они были неспособны к продолжению развития.

ТАБЛИЦА 1

Результаты опытов по прерыванию покоя эфемероидов путем перенесения их из природных условий в тепло (18—20°) в разные сроки

Вид	Дата переноса в тепло	Число дней		
		до появления ростков над почвой	до бутонизации	до цветения
Scilla sibirica	15 IX	63	—[1]	—[1]
Corydalis halleri	15 IX	55	—	—
S. sibirica	15 X	53	—[1]	—[1]
C. halleri	15 X	52	—[1]	—[1]
S. sibirica	1 XI	26	—[1]	—[1]
C. halleri	1 XI	27	—[1]	—[1]
S. sibirica	15 XI	3	33	—[1]
C. halleri	15 XI	4	—[1]	—[1]
S. sibirica	19 XII	1	10	16
C. halleri	19 XII	1	12	16
S. sibirica	19 I	1	1—2	3
C. halleri	19 I	1	1—2	4

При определении состояния покоя, по-видимому, следует учитывать не только наличие или отсутствие видимых признаков развития в данный момент, но и способность растения, начиная с этого момента, проходить полный цикл развития в благоприятных условиях.

В декабре—январе, как видно из табл. 1, состояние органического покоя у эфемероидов сменяется вынужденным покоем, при котором растения готовы к дальнейшему развитию и реализуют эту готовность при

[1] Ростки начали отсыхать в феврале—марте.

наличии необходимых условий (тепла). По-видимому, дубравным эфемероидам, как и другим растениям умеренных широт, для снятия покоя необходима определенная доза холода, которую они получают в течение осени и в начале зимы. Некоторые указания на это мы находим у А. В. Кожевникова (1950).

Один из наших опытов был посвящен количественной проверке потребности эфемероидов в осеннем охлаждении (рис. 1). Луковицы пролески и клубеньки хохлатки, выкопанные в мае, содержались летом в горшках с землей при температуре 18°, т. е. достаточно высокой, чтобы исключить влияние предварительного охлаждения, а на три осенних месяца (с 1 IX по 1 XII) были помещены в камеры с разными температурами: 5, 10, 18 и 25°. Температурная обработка заканчивалась зимой, и это весьма затрудняло пересадку растений в грунт для последующего выращивания; к тому же, в других опытах окончание температурной обработки в разных вариантах приходилось на разные сроки, что могло дать при последующем выращивании в грунте несравнимые результаты. Поэтому после воздействия различными температурами растения всех вариантов выращивались в лаборатории при постоянной температуре 18°. Таким образом исключалась фаза вынужденного покоя, которая в это время наступала у эфемероидов в природных условиях. Каждый вариант включал 20 растений. В силу ограниченного количества материала мы не проводили специальных морфогенетических анализов в течение развития. Скорость развития опытных растений учитывалась по срокам и характеру прохождения фенологических фаз, которые на рисунках изображены в виде фенологических спектров. Толщина полос спектра соответствует относительному количеству растений данного варианта, вступивших в ту или иную фенологическую фазу. Поскольку в лабораторных условиях нам редко удавалось довести растения до полного созревания семян (образование коробочек обычно совпадало с началом увядания), то фаза плодоношения отдельно не отмечалась, но была объединена с фазой отмирания. Опыты были доведены нами до марта 1962 г., т. е. до того времени, когда результаты выявились уже достаточно четко, а дальнейшее содержание в тепле растений вариантов с замедленным развитием привело бы к их истощению и гибели. Исключение составляли лишь растения некоторых вариантов, которые, согласно схеме опытов, сохранялись до июня 1962 г. Все эти методические замечания относятся не только к данному, но и ко всем последующим опытам, изложенным ниже.

Результаты опыта с воздействием различных осенних температур (рис. 1, табл. 2) показывают, что наибольшей скоростью развития отличались растения, находившиеся определенное время в условиях холода. Растения 3-го (*Scilla* и *Corydalis*) и 4-го (*Corydalis*) вариантов не дали бутонов вплоть до окончания опыта в конце июня 1962 г. Растения пролески 4-го варианта погибли уже в марте.

Для определения минимальной продолжительности осеннего холодного периода, необходимого для снятия покоя, был поставлен опыт с различными сроками осеннего охлаждения (+5°), от 10 дней до 4 месяцев. На рис. 2 и табл. 3 видно, что уже 10-дневное воздействие холода (вариант 2) дает толчок к началу развития — прорастание идет быстрее, чем в контрольном варианте и дружнее; но оптимальным сроком охлаждения являются 3 месяца для пролески (вариант 5) и 2—3 месяца для хохлатки (варианты 4 и 5). Более длительное охлаждение (4 месяца) задерживает прохождение фенофаз уже готовых к развитию растений, аналогично вынужденному покою в природе.

Другой опыт был проведен для уточнения оптимальных сезонных сроков действия холода. Отдельные партии луковиц и клубней, хранившихся при 18°, подвергались действию холода (+5°) последовательно, начиная с мая, каждый раз в течение трех месяцев (рис. 3, табл. 4). Наиболее раннее цветение наступило у растений, находившихся на холоде с 15 VIII

по 15 XI (рис. 3 и 4), но развитие их было еще далеко от нормы: у пролески часть бутонов отсохла, не расцветая; у хохлатки были неразвиты листья. Наилучшее состояние (дружное цветение, нормально развитые листья)

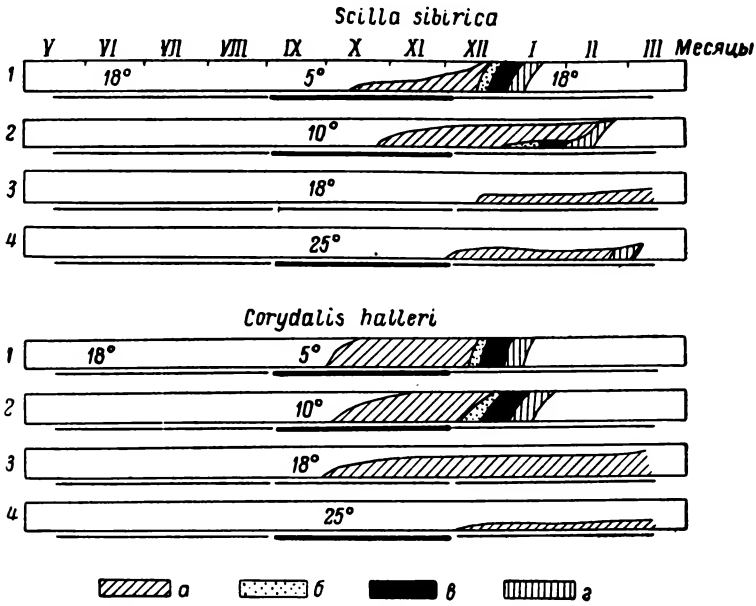


Рис. 1. Зависимость развития пролески и хохлатки от температуры осенних месяцев.-

а — вегетативное состояние (наземный рост); *б* — бутонизация; *в* — цветение; *г* — плодоношение и отмирание. *Цифры слева* — варианты.

при достаточно ранних сроках развития было отмечено у растений 5-го и 6-го вариантов, обработанных холодом соответственно с 15 IX по 15 XII и с 15 X по 15 I. Если же действие холода задерживалось до середины весны (с 15 I по 15 IV), то развитие растений шло гораздо хуже (рис. 4, *1*),

ТАБЛИЦА 2

Зависимость развития пролески и хохлатки от температуры осенних месяцев

Вид	Температура с 1 IX по 1 XII (в °С)	Начало роста	Начало цветения	Процент цветения
Scilla sibirica	5	7 X	18 XII	100
	10	25 X	16 I	15
	18	18 XI	—	—
	25	29 XI	—	—
Corydalis halleri	5	30 IX	13 XII	100
	10	1 X	13 XII	100
	18	30 IX	—	—
	25	2 XII	—	—

наблюдались недоразвитие листьев, низкорослость, частичная гибель бутонов до зацветания. В варианте, получившем холод еще позже (с 15 II по 15 V), цветение вообще не наступило и развитие не пошло дальше образования ростков высотой 2—3 см (рис. 4, *2*).

Таким образом, состояние растений, получивших холод слишком поздно, напоминало варианты со слишком ранним охлаждением или кон-

трольный вариант (рис. 3, *10*), в котором растения совсем не получили холода. Эти факты нам представляются чрезвычайно интересными. Конечно, можно предполагать, что отмеченные признаки угнетения в вариантах с поздним охлаждением могут объясняться слишком долгим хранением в тепле (18°), истощающим растения; но в таком случае мы наблюдали бы лишь ухудшение общего состояния растений, а не задержку развития. Между тем, такое явление, как недоразвитие листьев у цветущих пролесок и особенно хохлаток чрезвычайно характерно для растений, у которых еще не полностью ликвидировано состояние покоя из-за недостаточного охлаждения (об этом также упоминает Кожевников, 1950). Тем более показательно полное отсутствие цветения при очень задержанном охлаждении. Следовательно, холод, данный растениям в слишком поздние сроки, как бы не воспринимается полностью. Приведенные результаты опытов показывают, что эфемероиды наиболее восприимчивы к действию холода, необходимого для их развития, в довольно строго определенные сроки, соответствующие осенним месяцам. Это заставляет вспомнить о гипотезе эндогенных сезонных ритмов у растений, развиваемой Бюннингом (Bünning, 1953).

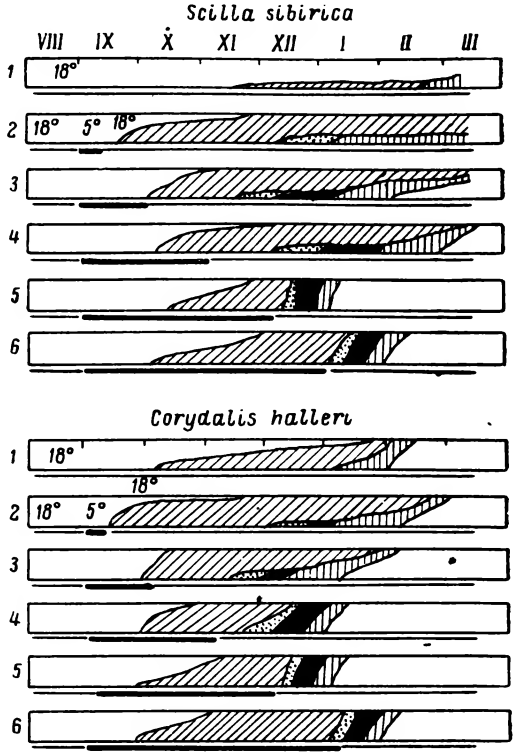


Рис. 2. Зависимость развития пролески и хохлатки от продолжительности осеннего охлаждения.

Обозначения те же, что на рис. 1.

При анализе данных, приведенных на рис. 3, возникает вопрос о летних температурных оптимумах эфемероидов. На рис. 3 (*1*, *2*) видно,

ТАБЛИЦА 3

Зависимость развития пролески и хохлатки от продолжительности осеннего охлаждения

Вид	Продолжительность осеннего охлаждения (+5°)		Начало роста	Начало цветения	Процент цветения
Scilla sibirica . .	Охлаждение	Без охлаждения	18 XI	—	—
		10 дней (1—10 IX)	16 IX	—	—
		30 дней (1—30 IX)	1 X	2 XII	20
		60 дней (1 IX—30 X)	30 IX	24 XII	25
		90 дней (1 IX—29 XI)	7 X	18 XII	100
		120 дней (1 IX—29 XII)	1 X	1 I	100
Corydalis halleri	Охлаждение	Без охлаждения	30 IX	—	—
		10 дней (1—10 IX)	14 IX	22 XII	10
		30 дней (1 IX—30 IX)	1 X	18 XI	25
		60 дней (1 IX—30 X)	30 IX	2 XII	100
		90 дней (1 IX—29 XI)	30 IX	13 XII	100
		120 дней (1 IX—20 XII)	2 X	29 XII	100

что охлаждение в летние месяцы тормозит развитие хохлатки и резко задерживает развитие пролески. По-видимому, для эфемероидов далеко не безразлична летняя температура, при которой они проходят период глу-

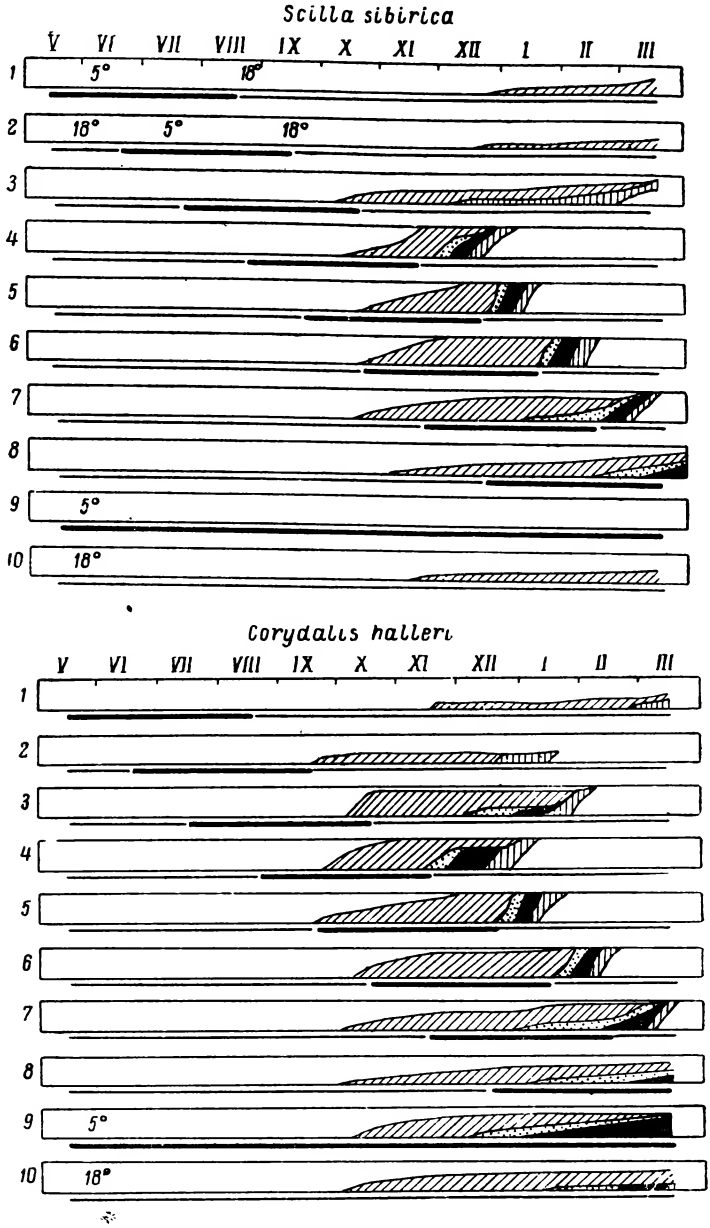


Рис. 3. Влияние различных сезонных сроков действия холода на развитие пролески и хохлатки.

Обозначения те же, что на рис. 1.

бокого покоя и самые первые этапы развития. На рис. 5 показаны ход и результаты опыта, в котором луковицы и клубни выдерживались летом (в течение трех месяцев) при разной температуре (5, 10, 18 и 25°); вслед за этим им давался холод в течение осенних месяцев, необходимый, как было показано выше, для выхода из состояния покоя и дальнейшего нормального развития. Как видно из феноспектров на рис. 5, пролеска со-

вершенно четко обнаруживает потребность в повышенной температуре в летние месяцы. Наилучшее развитие обнаружено в вариантах с летней

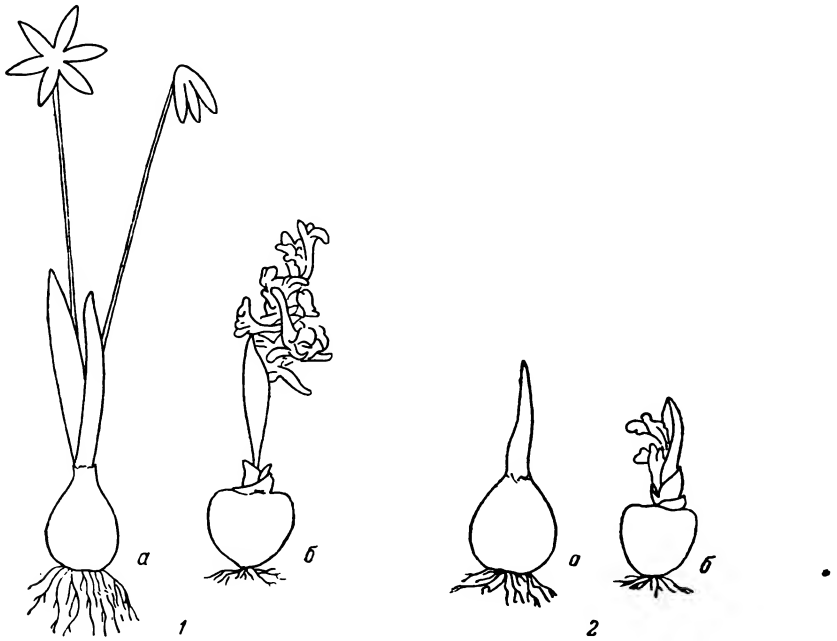


Рис. 4. Развитие пролески (*а*) и хохлатки (*б*) при поздних сроках воздействия холода (+5°).

Растения подвергались действию холода: *1* — с 15 I по 15 IV (зарисовка 16 V); *2* — с 15 II по 15 V (зарисовка 13 VII).

температурой 18 и 25°, но последняя явно уже лежит выше оптимальной: хотя в этом варианте и наблюдался дружный рост и нормальное образование бутонов, но почти все бутоны засохли еще до раскрывания. В варианте

ТАБЛИЦА 4

Влияние различных сезонных сроков действия холода на развитие пролески и хохлатки

Вид	Сроки действия холода (+5°)	Начало роста	Начало цветения	Процент цветения
Scilla sibirica	С 15 V по 15 VIII	25 XII	—	—
	С 15 VI по 15 IX	12 XII	—	—
	С 15 VII по 15 X	30 IX	—	—
	С 15 VIII по 15 XI	2 X	8 XII	80
	С 15 IX по 15 XII	17 X	29 XII	100
	С 15 X по 15 I	17 X	19 I	100
	С 15 XI по 15 II	7 X	13 II	100
	С 15 XII по 15 III	25 X	2 III	45
	Постоянно в холоде	—	—	—
	Без холода	18 XI	—	—
Corydalis halleri	С 15 V по 15 VIII	24 XI	—	—
	С 15 VI по 15 IX	16 IX	—	—
	С 15 VII по 15 X	7 X	26 XII	15
	С 15 VIII по 15 XI	20 IX	24 XI	65
	С 15 IX по 15 XII	16 IX	23 XII	100
	С 15 X по 15 I	5 X	26 I	100
	С 15 XI по 15 II	1 X	19 I	100
	С 15 XII по 15 III	30 IX	26 I	25
	Постоянно в холоде	1 X	29 XII	60
	Без холода	30 IX	17 II	10

с летней температурой 18° развитие пролески было нормальным во всех отношениях. Летний холод оказался весьма неблагоприятным для развития пролески. В 1-м варианте (рис. 5) с летней температурой 5° листья у нее появились только через год, цветения же не было совсем. Таким же

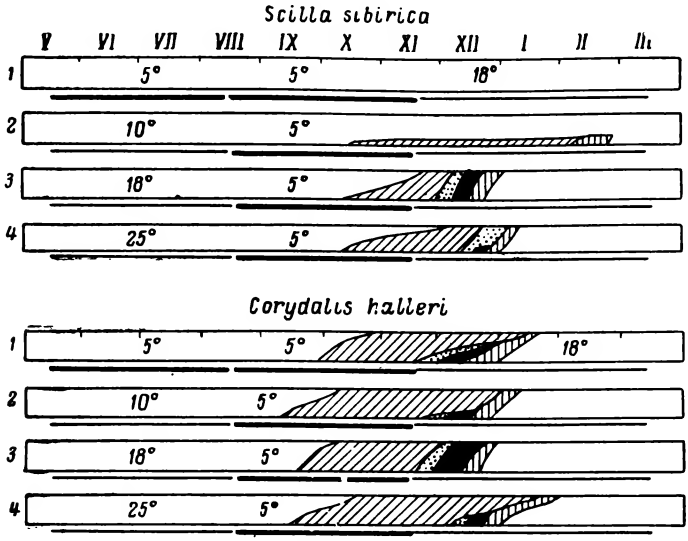


Рис. 5. Зависимость развития пролески и хохлатки от температуры летних месяцев.

Обозначения те же, что на рис. 1.

был ход развития и у пролески, содержавшейся, начиная с июня, постоянно в холоде (рис. 3, *9*). Несколько пробных вскрытий луковиц на протяжении всего срока показали, что бутоны в этих вариантах так и не заложились.



Рис. 6. Зависимость развития пролески от срока действия повышенной температуры.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Хохлатка, видимо, менее требовательна к летней температуре, так как у нее цветение наблюдалось и в вариантах с летним холодом. Но следует отметить, что развитие шло вполне нормально только в варианте с летней температурой 18°; в остальных вариантах отмечались весьма растянутые фенофазы — недоразвитие листьев, а в варианте с 25° — частичное отсыхание бутонов до цветения.

Таким образом, на основании изложенных данных следует признать, что как для пролески, так и для хохлатки оптимум летней температуры лежит около 18°.

В другом опыте было выяснено, что повышенная температура летом требуется эфемероидам не менее 3 месяцев (т. е. все лето); сокращение этого срока до 1 месяца неблагоприятно отражается на развитии.

О том, что потребность эфемероидов в повышенных температурах приурочена именно к летним месяцам, свидетельствуют данные, представленные на рис. 6. Попытка сдвинуть теплый период на осенние месяцы (т. е. по существу создать условия, «негативные» по отношению к оптимальным вариантам с осенним холодом — рис. 3) приводила к полной остановке развития и даже к гибели уже имевшихся ростков с бутонами.

Летнее тепло, несомненно, имеет важное значение для процессов морфогенеза эфемероидов на самых первых этапах развития. Приведенные выше данные об отсутствии цветения у пролески в варианте с летним холодом находят объяснение в эмбриологических работах, в которых установлена резкая задержка начальных этапов органогенеза у ранневесенних растений (*Scilla sibirica*, *Muscari racemosum*, *Crocus vernus*) при низкой температуре (5°) в летние месяцы (Тихонова и др., 1961).

Летняя температура сказывается и на последующем укоренении, которое начинается у наших эфемероидов в конце августа—начале сентября. Табл. 5 показывает, что у пролески летний холод резко задерживает укоренение по сравнению с «теплыми» вариантами; некоторая задержка (впрочем небольшая) отмечается и у хохлатки. Последний вид, как можно было уже заметить ранее, по-видимому, вообще более пластичен в отношении температурных оптимумов в период покоя.

ТАБЛИЦА 5

Влияние летней температуры на последующее укоренение эфемероидов

Вид	Температура с 15 VI по 15 VIII (в °С)	Укоренение (в %)	
		на 15 VIII	на 15 X
Scilla sibirica	5	0	0
	18	15	100
Corydalis halleri	5	50	100
	18	100	100

Наши заключения о необходимости летнего тепла для прохождения нормального цикла развития ранневесенних эфемероидов расходятся с мнением В. В. Скрипчинского и Вл. В. Скрипчинского (1961), которые в недавней работе пришли к выводу о стимулирующем действии холода на эфемероиды в течение всего периода покоя, в том числе и в течение летних месяцев. Как нам кажется, эти расхождения объясняются следующим: 1) Скрипчинские по существу установили стимулирующее действие холода только для второй половины лета и начала осени, поскольку в их опытах обработка ранневесенних растений холодом происходила с 9 VII по 15 X, т. е. начиналась по крайней мере через два месяца после окончания вегетации и наступления покоя. В течение этих двух месяцев растения, по-видимому, находились при достаточно высокой температуре (в естественных условиях или в лаборатории). В наших же опытах обработка эфемероидов холодом началась сразу же после окончания вегетации (с 15 V), и потому удалось уловить летний «термофильный» период. 2) Указанные авторы подвергали опытные растения анатомо-морфологическому анализу, в процессе которого растения уничтожались и не доводились до цветения. Критерием степени развития считалась высота побегов (еще нецветущих), возвышающихся над луковицей (клубнем)

или над почвой, а также степень дифференцировки генеративных органов (пыльников). Данные наших опытов позволяют утверждать, что раннее формирование побегов и даже зачатков цветков еще не говорит о способности растения пройти и последующие фазы развития в ускоренные сроки. Так, нередко нами наблюдались случаи, когда растения с уже сформированным внутри ростка цветком, будучи лишены необходимых для дальнейшего развития температурных условий, как бы «замирали» и останавливались в развитии, пока не начиналась гибель ростков от усыхания. В частности, любопытным примером служит 2-й вариант на рис. 2, в котором растения в начале развития значительно опережали растения остальных вариантов, так что, судя только по первым фазам, можно было предположить, что 10 дней охлаждения наиболее благоприятны для развития. Между тем впоследствии растения этого варианта «замерли», и развитие их не пошло дальше фазы ростков высотой в 10—12 мм со сформированным внутри бутоном. Мы можем умножить число подобных примеров из наших опытов. Они доказывают, что судить об оптимальных условиях можно единственно по прохождению всего цикла развития, а не только первых его фаз. Отметим попутно, что в нашей работе пролеска, получившая холод в те же сроки, что и у Скрипчинских, также несколько ускоряла развитие на первых фазах, но впоследствии так и не зацвела (рис. 3, *3*).

Итак, на основании приведенных данных вырисовывается следующая картина динамики температурных оптимумов ранневесенних дубравных эфемероидов: потребность в повышенных температурах в летний период и в холоде в осенние месяцы. Разумеется, наилучшим подтверждением этой схемы явилась бы экспериментальная проверка ее в произвольно созданных условиях, не связанных с сезонной климатической ритмикой. Такой эксперимент с пролеской был проведен нами в 1960—1961 гг., и результаты его изображены на рис. 7 (*2*, *3*) в сравнении с природной ритмикой пролески (рис. 7, *1*). Опытные растения, взятые из природы в начале зимы 1960/61 гг., после кратковременного действия холода были подвергнуты выгонке и цвели в январе. После увядания растений луковицы были разделены на две партии. Одна из них (*2*) подвергалась температурной обработке соответственно вышеприведенной схеме (тепло 3 месяца+холод 3 месяца, аналогично температурным условиям лета и осени, хотя по календарю эти сроки и не совпадали с соответствующими сезонами). Другая партия луковиц (*3*) не получила «летнего» тепла и была сразу помещена в холод на 6 месяцев. По истечении этого срока растения обоих вариантов были перенесены в теплицу. На рис. 7 видно, что во втором варианте сразу же после внесения в тепло началась вегетация, которая длилась в течение сентября—октября. Таким образом, у пролески, получившей обработку, соответствующую нормальному сезонному термопериодизму, удалось получить вегетацию в календарные сроки, диаметрально противоположные естественным. Пролеска, получившая «летний» холод, не обнаружила признаков развития в течение 9 месяцев, вплоть до мая 1962 г., когда опыт был снят.

Все же мы не считаем этот опыт решающим: хотя растения во втором варианте и достигли вполне взрослого состояния, но цветения не наблюдалось. Возможно, в этом повинно ослабление растений в процессе выгонки при сравнительно слабом освещении, но не исключены и другие причины. Опыты в этом направлении продолжаются.

Изложенные выше закономерности сезонного термопериодизма дубравных эфемероидов значительно отличаются от термопериодизма растений, имеющих летнюю вегетацию. У эфемероидов самые первые этапы развития связаны с потребностью не в пониженной, а в повышенной температуре. Потребность в охлаждении не предшествует началу морфогенеза, но соответствует фазам с уже довольно далеко зашедшим морфогенезом. Так, работы М. Н. Прозиной (1949), Е. И. Устиновой (1949), К. К. Никитиной

(1957). Л. В. Коробовой-Семенченко (1960), В.В. Скрипчинского и Вл. В. Скрипчинского (1960) показывают, что в осенние месяцы, когда как раз возникает потребность в охлаждении, у эфемероидов уже идут процессы заложения пыльников, образования пыльцы, формирование семяпочек и околоцветника и т. д. Эта черта является приспособлением к климатической ритмике средних широт: осенний холод служит своего рода сигналом об окончании периода, опасного в смысле преждевременной провокации развития и возможности выхода из состояния органического покоя. Требование холода поэтому входит в цикл развития растений на той его фазе, которая совпадает с осенними месяцами, независимо от этапа морфогенеза. Дубравные эфемероиды представляют яркое тому доказательство и притом являются в этом отношении не единственным приме-

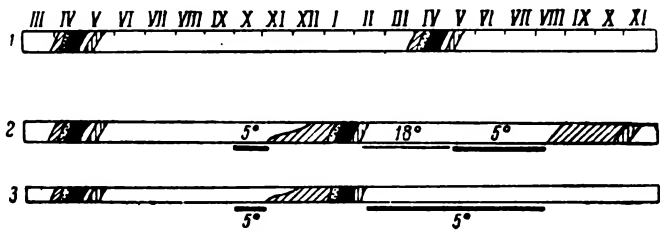


Рис. 7. Развитие пролески в экспериментально созданных условиях в зависимости от температурного режима.

Обозначения те же, что на рис. 1.

ром. В 20—30-х годах Блаувом и другими голландскими исследователями были проведены подробные экспериментальные работы, целью которых было установление оптимальных температурных условий хранения, выгонки и транспортировки ранневесенних декоративных луковичных растений. В этих работах было выяснено, что в первые недели после окончания вегетации, соответствующие началу заложения цветочных зачатков, луковичным растениям необходима повышенная температура (от 20—30° до 34°); напротив, на последующих этапах развития, соответствующих осенне-зимним месяцам, требуется холод. Такой сезонный термопериодизм был установлен для гиацинтов (Blaauw, 1924), нарциссов (Gerritsen en van d. Kloot, 1936), тюльпанов (Slogteren, 1938; Hartsema en Luyten, 1940), ирисов (Blaauw, Luyten en Hartsema, 1936; Hartsema en Luyten, 1950), а также для репчатого лука (Hartsema, 1947) и других видов. Некоторые авторы связывали смену температурных требований с сезонной, климатической ритмикой на родине этих видов (Luyten, Versluys en Blaauw, 1932). В нашей литературе также имеются данные о задержке развития тюльпанов при содержании луковиц летом при низких температурах (Бочанцева, 1952).

Закономерности сезонного термопериодизма ранневесенних декоративных растений, установленные экспериментально, подтверждаются также и опытом культуры этих видов в различных климатических условиях. Так, в условиях короткого лета в Ленинграде при слишком ранних сроках осенней посадки гиацинты не успевают получить необходимого количества тепла для заложения цветков и дают недоразвитые соцветия (Баранова, 1962). С другой стороны, отсутствие осенне-зимних холодов в местностях с теплой зимой (Флорида и другие южные штаты США) также приводит к неудачам в культуре ранневесенних растений (Gill и др., 1957).

Приведенные примеры показывают, что установленная в настоящей работе смена температурных требований в течение периода покоя и начала развития свойственна не только дубравным эфемероидам, но, по-

видимому, всем ранневесенним растениям умеренных широт с эфемероидным типом развития.

Закономерности сезонного термопериодизма ранневесенних эфемероидов, как нам кажется, могут пролить некоторый свет на происхождение ранневесенней синузии травяного покрова дубовых лесов, вопрос о котором давно уже дебатируется в ботанико-географической литературе. Как известно, до недавних пор этой группе растений большинство авторов, начиная с Энглера (Engler, 1879), приписывало альпийское происхождение (у нас В. Н. Любименко и Е. Ф. Вульф, 1926, А. В. Кожевников, 1931, 1937, а в последнее время П. Л. Горчаковский, 1948). Основанием для этого были такие свойства эфемероидов, как холодостойкость и способность к подснежному росту, подробно изученная Кожевниковым (1931 и др.), т. е. черты, на первый взгляд соответствующие экологическим условиям альпийских местообитаний. С недавних пор начинает преобладать другая точка зрения, в последнее время наиболее полно сформулированная А. И. Толмачевым (1958), о древней связи ранневесенних растений с третичными листопадными лесами, откуда многие элементы могли проникнуть в высокогорные области. Толмачев в обстоятельном и убедительном анализе ранневесенних условий в листопадных лесах из достаточно теплолюбивых пород показал неизбежность возникновения синузии холодостойких и светолюбивых растений, приуроченной к тому переходному периоду, когда снеговой покров уже сошел, а жизнедеятельность более теплолюбивых летнезеленых растений еще невозможна из-за низких температур. Эту точку зрения об автохтонном происхождении ранневесенней синузии в нашей литературе поддерживают Т. Т. Трофимов (1939), Г. И. Дохман (1948), И. Г. Серебряков (1950), И. П. Савоськин (1960), В. В. Скрипчинский и Вл. В. Скрипчинский (1961).

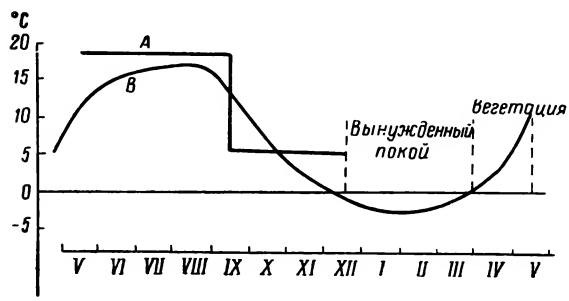


Рис. 8. Сопоставление экспериментальных температурных оптимумов для эфемероидов (*A*) с годичным ходом температуры почвы на глубине 10 см (*B*) в осоково-снытьевой дубраве Теллермановского лесничества (по данным А. А. Молчанова, 1961).

Нам кажется, что приведенные в настоящей работе экспериментальные данные решительно свидетельствуют против «альпийской» гипотезы. Основным доводом сторонников альпийского происхождения эфемероидов всегда являлась холодостойкость этих растений в период прорастания и надземной вегетации; таким образом, принимались во внимание свойства растений в течение лишь определенного отрезка года. Между тем, ясно, что растения должны быть адаптированы ко всему сезонному ходу условий, а не только к условиям периода вегетации. Если проанализировать весь годичный цикл развития, включая и фазы покоя, то оказывается, что дубравные эфемероиды отнюдь нельзя считать абсолютными микротермами. Уже сам факт наличия в цикле развития эфемероидов термофильной фазы с повышенным температурным оптимумом лишает основания предположение об их альпийском или приледниковом происхождении.

Динамика температурных требований ранневесенних растений не согласуется с условиями альпийского лета, но довольно хорошо совпадает с сезонным ходом температуры в современных естественных местообитаниях эфемероидов. Это видно на рис. 8, где температурные оптимумы эфемероидов, полученные в наших экспериментах, сопоставлены с ходом температуры почвы на глубине 10 см в дубраве Теллермановского лесничества (г. Борисоглебск), по многолетним данным А. А. Молчанова (1961).

Возможно, при использовании более дробных градаций температуры и сроков экспериментальные оптимумы еще более приблизились бы к природной динамике температуры.

Нам могут возразить — как согласовать потребность эфемероидов в повышенной температуре летом с успешным выращиванием многих ранневесенних растений на севере? (именно это возражение выдвигают В. В. Скрипчинский и Вл. В. Скрипчинский (1961) против предположения об обязательном требовании эфемероидами летнего тепла). Действительно, как показали работы в Полярно-альпийском ботаническом саду (Аврорин, 1956), многие виды ранневесенних растений (в том числе *Scilla sibirica* и *Corydalis halleri*) уже в течение 25 лет успешно проходят цикл развития в условиях короткого полярного лета с относительно низкими температурами почвы. Но вместе с тем Аврорин указывает, что с первых же лет после переселения у этих растений идет интенсивная перестройка ритмики в направлении приспособления к северным условиям. Так, у пролески наблюдалось последовательное запаздывание фенофаз год от года, пока не установилась сравнительно устойчивая ритмика, при которой растения используют для вегетации и цветения наиболее благоприятное на севере время — середину лета. По существу *Scilla sibirica* в Полярно-альпийском ботаническом саду уже не является эфемероидом и может рассматриваться как географический вариант, у которого температурные оптимумы безусловно успели существенно измениться. В этом проявляется пластичность растений при приспособлении к новым условиям, которую в такой же степени надо иметь в виду при прогнозах успеха интродукции, как и потребность растений в условиях их естественных ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1956). Переселение растений на полярный север. Эколого-географический анализ. — Баранова М. В. (1962). Культура гиацинтов в Ленинграде. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VI, 8. — Бочанцева З. П. (1952). К вопросу о стадийном развитии многолетних растений. Тр. Инст. бот. АН УзССР, I. — Горчаковский П. Л. (1948). Синузия раноцветущих растений в горных лиственничных лесах. ДАН СССР, 60, 3. — Дохман Г. И. (1948). К экологии видов рода *Adonis*. II. Является ли *Adonis vernalis* в прошлом растением субарктических степей? Бюлл. МОИП, 53, отд. биолог., 3. — Кожевников А. В. (1931). О перезимовке и ритме развития весенних растений липового леса. Бюлл. МОИП, 12, отд. биолог., 1—2. — Кожевников А. В. (1937). Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций. Уч. зап. МГУ, 11. — Кожевников А. В. (1950). Весна и осень в жизни растений. — Коробова-Семенченко Л. В. (1960). О подснежном развитии *Corydalis halleri* Willd. Научн. докл. высш. школы, биолог. науки, 1. — Любименко В. Н. и Е. Ф. Вульф. (1926). Наши ранневесенние растения. — Молчанов А. А. (1961). Лес и климат. — Никитина К. К. (1957). К биологии ранневесенних растений. Уч. зап. Саратовск. пед. инст., 28. — Прозина М. Н. (1949). Зимний рост у птицемлечника (*Ornithogalum umbellatum* L.). ДАН СССР, нов. сер., 64, 6. — Савоськин И. П. (1959). Биологические особенности подснежника Воронова. Бюлл. Главн. Бот. сада АН СССР, 33. — Савоськин И. П. (1960). Биологические особенности луковичных геофитов в связи с их экологией в настоящем и прошлом. Бот. журн., 45, 7. — Серебряков И. Г. (1950). Редакционные дополнения к книге А. В. Кожевникова (1950) «Весна и осень в жизни растений». — Скрипчинский В. В. и Вл. В. Скрипчинский. (1960). Годичные циклы развития некоторых луковичных и корневищных видов растений Ставропольской флоры. Матер. по изуч. Ставропольск. края, 10. — Скрипчинский В. В. и Вл. В. Скрипчинский. (1961). Влияние пониженной температуры на рост и развитие весенне-цветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении. Бот. журн., 7. — Тихонова Н. А., Э. Ф. Вапюшина, Е. А. Халимонова, И. Г. Скворцова. (1961). Влияние внешних условий на органогенез луковичных и клубнелуковичных растений во время летнего «периода покоя». В сб.: Морфогенез растений, II. — Толмачев А. И. (1958). О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 3. — Трофимов Т. Т. (1939). К вопросу о ритме развития ранневесенних растений. Научно-метод. зап. Главн. упр. по заповедн., 5. — Трофимов Т. Т. (1952). Вегетативное размножение хохлатки Галлера (плотной) (*Corydalis halleri* Willd.). Бюлл. МОИП, отд. биолог., 3. — Трофимов Т. Т. (1954). О подснежном

росте и развитии ранневесенних растений. Природа, 1. — Устинова Е. И.(1949). Ритм развития конуса нарастания в луковицах пролески (*Scilla sibirica* Andr.)в осенне-зимнее время. ДАН СССР, 64, 6. — Устинова Е. И. (1958). О ритме развития цветочных почек у лиственных древесных пород и пролески (*Scilla sibirica* Andr.). Бюлл. МОИП, отд. биолог., 63, 6. — Филимонова З. Н. (1958). Период летнего покоя у диких луков. Сб. работ аспирантов АН УзССР, отд. биолог. наук, 2. — Blaauw A. H. (1924). The results of the temperature during flower formation for the whole Hyacinth. Verh. d. Koning. Akad. van Wettenschappen te Amsterdam, Tweedy Sectie, 23, 4.—Blaauw A. H., I. Luyten en A. M. Hartsema. (1936). Snelle bloei van Hollandsche Irissen. Proc. Koning. Akad. van Wettenschappen te Amsterdam, 39, 5. — Bünning E. (1953). Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. — Engler A. (1879). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Florengebiete der nordlichen Hemisphäre. — Gerritsen J. D. en W. G. van der Kloot. (1936). Verschillen in het bloeivormende van Narcis en Hyacinth. Proc. Koning. Acad. van Wettenschappen te Amsterdam, 39, 3. — Gill D. L., I. I. Beyer, N. W. Stuart a. C. I. Could. (1957). Some effects of bulb storage temperature and planting conditions on production of tulip flowers in the greenhouse and outside in Southern Georgia. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. 70. — Hartsema A. M. (1947). Die periodische ontwikkelung van *Allium Cepa* L. var. *Zittauer* Riesen. Mededeel. van de Landbouwhoogesch. te Wageningen, 48, 6. — Hartsema A. M. en I. Luyten. (1950). Over het blindstoken van Tulpen. Mededeel. van de Landbouwhoogesch. te Wageningen, 50, 6. — Luyten I., M. C. Versluys en A. H. Blaauw. (1932). De optimale temperature van bloemanleg tot bloei voor *Hyacinthus orientalis*. Цитир. по Junges W. (1958). Zur Problematik des Zusammenhanges zwis hen Entwicklung der Pflanze und klimatischer Umwelt unter besonderer Berücksichtigung der Stadientheorie. Sitzungsber. d. Deutsch. Acad. Landwirt. Wissensch. zu Berlin, VII, 16. — Mann L.K. a. D. A. Lewis. (1956). Rest and dormancy in garlic. Hilgardia, 26, 3. — Slogteren E. van. (1938). The influence of different temperatures on development, growth and flowering of hyacinths, tulips and daffodils. Gartenbauwissenschaft, 11.

Ленинградский
государственный
университет.

EXPERIMENTAL ECOLOGICAL ANALYSIS OF THE SEASONAL RHYTHMS IN NEMORAL PRE-VERNAL EPHEMEROIDS

By T. K. Goryshina

SUMMARY

Seasonal thermoperiodism has been established experimentally for the dormant organs of two nemoral pre-vernal ephemeroids, viz. *Scilla sibirica* Andrews and *Corydalis halleri* Willd. The thermophilic summer phase and the cryophilic autumn phase are characterized by the optimal temperatures +18° C and +5° C respectively, which corresponds approximately to the actual seasonal variation of the mean air temperature in the natural habitats of these ephemeroids. In the light of the results obtained the hypothesis of the autochtonous origin of pre-vernal ephemeroids in the Tertiary deciduous forests should be considered as more probable than the hypothesis of their alpine origin.

581.543 : 581.142

Т. Т. Трофимов

О ТИПАХ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

С 7 рисунками

(Получено 22 XI 1962)

В процессе длительной эволюции у растений выработались приспособления к использованию и перенесению разнообразных, часто неблагоприятных условий существования. Одним из таких приспособлений является наличие периода покоя семян у многих растений умеренного и холодного климата, наступающего после их созревания. Способность семян впадать в состояние покоя представляет, как известно, защитное свойство, благодаря которому они предохраняются от преждевременного прорастания в неблагоприятных условиях; тем самым обеспечивается сохранение и размножение вида.

Поэтому вполне закономерен вывод о том, что семена растений из зоны с равномерным теплым климатом должны обладать менее глубоким покоем по сравнению с семенами растений из зоны умеренного климата. А. В. Благовещенский (1953 : 4) пишет: «Если растение вырабатывало свои свойства, свой характерный обмен в условиях равномерного влажного и жаркого климата, то можно с уверенностью ожидать, что у него семена будут обладать легкой прорастаемостью, так как благоприятные условия для развития молодого растения здесь всегда налицо». Действительно, у семян многих видов тропических растений период покоя весьма непродолжительный. Есть виды, у которых семена прорастают даже в плодах на материнском растении, например у ризофор (*Rizophora*), составляющих основу мангровой формации побережий тропических морей. Но и в тропиках имеются растения, семена которых после созревания имеют длительный период покоя. Так, семена каучуконосных деревьев *Manihot glaziovii* M. Arg., *M. heptaphylla* Ule и *M. piauhyensis* Ule, происходящих из северо-восточной Бразилии, прорастают очень туго и требуют искусственной стимуляции для повышения всхожести. Семена колумбийского каучуконосного дерева *Sapium verum* Hemsl. прорастают еще труднее. Указывают, что на родине семена этого дерева могут 2—3 года лежать в земле без заметных изменений (Воронов, 1928).

Таких вариаций по глубине покоя семян особенно много в холодной и умеренной зонах, где флоры имеют весьма сложную и длительную историю и где они испытывали неоднократные катастрофические изменения в связи с передвижением ледников и морскими трансгрессиями. По А. И. Толмачеву (1959), каждая флора объединяет виды реликтовые, консервативные и прогрессивные. Среди элементов любой флоры умеренных широт могут встретиться виды с различным периодом покоя и ритмом развития. Дильс (Diels, 1918), культивируя лесные растения Средней Европы в одинаковых условиях, установил три группы по продолжительности покоя. Он выделил тип *Asperula odorata* — растения, имеющие тропические связи, тип *Leucojum aestivum* — включающий растения средиземноморского происхождения, и тип *Polygonatum* — растения из умеренных и холодных широт с наследственно закрепленным органическим покоем в зимние месяцы. По времени цветения растения Средней Европы были подразделены Шарфеттером (Scharfetter, 1922) на пять групп. Следовательно, в умеренном климате Европы встречаются растения с различным ритмом развития, по-разному использующие ныне существующие условия среды.

При создании коллекций нового Ботанического сада Московского университета на Ленинских горах в течение нескольких лет высевались семена многих сотен видов растений как древесных, так и травянистых, пригодных для выращивания в открытом грунте. В результате этого опыта, с учетом литературных данных по степени готовности зрелых семян к прорастанию, мы можем выделить пять групп: 1. Семена, не имеющие периода покоя и способные к быстрому прорастанию вскоре после созревания — у ив, тополей, вязов и др. 2. Семена, не нуждающиеся в послеуборочном дозревании, но благодаря непроницаемости оболочек требующие специфических воздействий, естественной или искусственной скарификации или надрезывания их оболочек, ошпаривания кипятком, погружения в кислоты, эфиры и т. д. Таких семян особенно много в семействе бобовых (*Leguminosae*). 3. Семена, имеющие период послеуборочного дозревания и дающие дружные всходы только после пребывания в условиях пониженной

температуры (от 0 до +5° или даже +10°) во влажной среде и при хорошей аэрации в течение определенных сроков, различных для разных видов. Эта группа подразделяется на две подгруппы: семена с оболочкой, сравнительно легко пропускающей воду, и семена с покоящимся зародышем и непроницаемой для воды оболочкой. 4. Семена, имеющие двойной период покоя, для прорастания нуждающиеся в воздействии переменных температур — первое время повышенной температуры, а затем пониженной. 5. В пятую группу можно отнести семена, проходящие период послеуборочного дозревания при хранении в сухом состоянии. Таких семян много у травянистых растений, как дикорастущих, так и культивируемых, и сравнительно мало у древесных.

Своеобразную группу составляют растения, семена которых для прорастания (подготовки к посеву) требуют переменных температур. Это семена с эндоспермом и недоразвитым зародышем. При наличии благоприятных условий зародыш трогается в рост, начинается постепенное увеличение уже имеющихся частей его и заложение новых. Основными факторами роста зародыша являются повышенная температура и достаточная влажность при доступе воздуха; запасы питательных веществ имеются во вполне достаточном количестве в эндосперме. Через некоторое время зародыш, увеличиваясь, заполняет семя и, помимо корешка, гипокотиля и семядолей, формирует зачаточную стеблевую почку. Однако для появления всходов такие проросшие семена необходимо поместить на некоторое время в условия пониженной температуры.

Из семян, требующих такого режима предпосевной подготовки, хорошо изучены семена ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.), видов калины (*Viburnum* L.), а из травянистых растений — женьшеня (*Panax ginseng* C. A. Mey).

В. Крокер и Л. Бартон (1955) выделяют еще особую группу семян, у которых корень зародыша начинает расти при низкой температуре, затем рост идет лучше при высокой температуре, но эпикотиль из состояния покоя выводится лишь при повторном воздействии пониженной температурой. Такой тип покоя описан ими у семян двух видов триллиумов — *Trillium grandiflorum* (Michx.) Salisb. и *T. erectum* L. С некоторой оговоркой к этой же группе они относят ландыш майский *Convallaria majalis* L., смилацину *Smilacina racemosa* (L.) Desf., купену *Polygonatum commutatum* (R. et S.) Dietr., сангвинарию *Sanguinaria canadensis* L. Однако одна интересная биологическая особенность этих видов растений, как и некоторых видов лилий, проростки которых в течение первого года ведут подземный образ жизни, по-видимому, им осталась неизвестной.

При описании развития всходов растений в ботанической и сельскохозяйственной литературе широко применяются термины «подземное», или «гипогеальное», и «надземное», или «эпигеальное», прорастание. Под подземным прорастанием подразумевают такую форму роста, когда семядоли в связи с недоразвитием гипокотиля остаются в оболочке семени под землей, а на поверхность почвы выносится только надсемядольная часть зародыша — эпикотиль. У таких проростков несколько первых листьев бывают недоразвитыми, чешуевидными. При надземном же прорастании семядоли выносятся на поверхность почвы, принимают листовидную форму и начинают ассимилировать.

Эти термины, в особенности первый, нельзя считать удачными, так как имеется значительная группа травянистых многолетних растений, преимущественно из семейства лилейных (*Liliaceae* Adans.), семена которых в полном смысле слова прорастают под землей и проросток в первый год развития ведет подземный образ жизни. К числу таких растений относятся обычные у нас в смешанных лесах ландыш майский, майник двулистный, купены, часть видов лилий; на своеобразный способ прорастания семян этой группы растений ботаники обратили внимание уже более ста лет назад. Немецкий морфолог Ирмиш (Irmisch, 1855) описал проростки ландыша, майника и европейских видов купен.

При создании коллекций в новом Ботаническом саду Московского университета были изучены проростки лилии кудреватой — растения

с широким ареалом в Европе и Азии, весьма декоративной кавказской лилии однобратственной, купен — лекарственной, многоцветковой, гладкой, мутовчатой и переменчивой, ландыша майского и майника двухлистного.

Проростки указанных видов, как и многих других растений класса однодольных, имеют характерную морфологическую структуру. При прорастании семян верхушечная часть семядоли остается в семени и выполняет гаусториальную функцию, преобразуя и перекачивая питательные вещества к растущим частям зародыша. У ряда видов проросток почти вплотную примыкает к семени, у других же он значительно удален от семени, и запасные вещества передаются по вытянутой части семядоли. Эту нитевидно утонченную часть семядоли, соединяющую гаусторий с расширенным влагалищем семядоли, И. Т. Васильченко (1936) удачно назвал «связником». Однако этот термин уже давно применяется в морфологии растений и обозначает место соединения тычиночной нити с пыльником. Поэтому Г. И. Родионенко (1961), следуя Гатену (Gaten, 1906 г.), данный участок семядоли предлагает называть черешком семядоли, что и принято в этой статье.

Перейдем к описанию прорастания семян некоторых видов лилейных.

Лилия кудреватая, Саранка *Lilium martagon* L.

Семена неправильно треугольной формы с округлым верхом, 7.5—9.5 мм длины, 6.5—8.5 мм ширины и 0.5—1.0 мм толщины, белковые (с эндоспермом). Зародыш недифференцированный, поэтому его лучше называть предзародышем (проэмбрио). По отношению к эндосперму проэмбрио занимает центральное положение; он линейный или слабо саблевидно согнутый, сплюснутый, молочно-белого цвета, до 5—6 мм длины, 0.5—0.6 мм ширины и 0.3 мм толщины. На нижнем конце, ближе к рубчику, проэмбрио имеет более темный бледно-желтовато-зеленоватый оттенок.

При осеннем посеве семян или при самосеве в течение следующего лета в почве образуются небольшие проростки с белесоватой почечкой и корневой системой (рис.1). При прорастании в узкой части семени около рубчика через микропиле вытягивается наружу нижняя часть проэмбрио, достигающая 8.5—15 мм и выносящая зачаточный корешок и точку роста. Верхняя часть семядоли остается в семени и в дальнейшем выполняет гаусториальную функцию, перекачивая питательные вещества из эндосперма к развивающемуся проростку.

Благодаря вытягиванию черешка семядоли точка роста проростка углубляется в почву. В июне, а у части проростков в начале июля, нижняя часть черешка семядоли заметно утолщается, образуя влагалище семядоли с находящейся в ней точкой роста (рис. 1, 3). Одновременно удлиняется и корешок, прикрепляющий проросток к субстрату и снабжающий его водой и растворенными в ней минеральными веществами почвы. В середине июля в пазухе влагалища семядоли сформировывается почечка до 6.5 мм длины и 2.5—3.0 мм ширины с корешком до 3—4 см длины. В этой почечке уже простым глазом можно различить несколько чешуек. В дальнейшем в ней происходят весьма незначительные морфологические изменения, новые части не закладываются, но она несколько увеличивается и значительно удлиняется корень. В конце августа почка состоит из 2—3 утолщенных белесоватых чешуй и зачаточного листочка с точкой роста у его основания. Преобладают почечки яйцевидной формы, 5—7.5 мм высоты, 2.5—3.5 мм ширины и 2.3—2.7 мм толщины. Имеются и раздвоенные почечки с сильно утолщенной первой чешуей и второй чешуей с зачаточным листом (рис. 1, *6*). У самосева, прикрытого лишь тонким слоем почвы и отпадом листьев прошлого года, зачаточный листочек в почке приобретает бледно-зеленоватую или желтовато-зеленую окраску и, по-видимому, может в небольшой степени ассимилировать. Наружные чешуи почечки всегда белесоватые и не зеленеют даже на воздухе. Осенью у большинства проростков лилии кудреватой имеется один корешок длиной от 4 до 7.5 см с 2—3 боковыми разветвлениями в нижней части. Есть проростки с 2—3 корешками; в таком случае часть корешков утолщенные — втягивающие (рис. 1, *7*). К этому времени связь проростка с семенем теряется вследствие засыхания черешка семядоли и использования запасов эндосперма (рис. 1, *4*).

На следующий год весной на поверхность почвы выходит единственный ланцетовидный лист, и за счет его ассимиляции продолжается увеличение луковицы. Первый лист имеет от 4 до 8 см длины и 0.5—1 см ширины. Длина черешка сильно колеблется в зависимости от погружения семян в почву. Над почвой лист вместе с черешком приподнимается на 4—5 см.

В дальнейшем при нормальном развитии молодые растения лилии кудреватой с каждым годом увеличиваются в размерах, частично изменяя свою структуру. Лист на втором году надземной жизни имеет уже овально заостренную или яйцевидно за-

остренную форму, а с черешком достигает 8—10 см длины и 2—3 см ширины. На третьем году жизни, а у более сильных растений и на втором году, над почвой появляются 2 листочка с пластинкой овальнояйцевидной формы и заостренной верхушкой. В трехлетнем возрасте образуется стебель высотой от 12 до 25 см, и растения приобретают облик взрослых особей. У них в верхней трети стебля обычно имеется 1 крупный лист ланцетовидной формы до 8.5 см длины и 2.3 см ширины; в верхней части стебля развивается группа мутовчато расположенных листьев в количестве 5—8, а при двухъярусном расположении листьев число их доходит до 14.

Цветение и плодоношение лилии кудреватой начинается в четырех-пятилетнем возрасте. Во «флорах» указывается, что высота стебля этой лилии достигает 60—

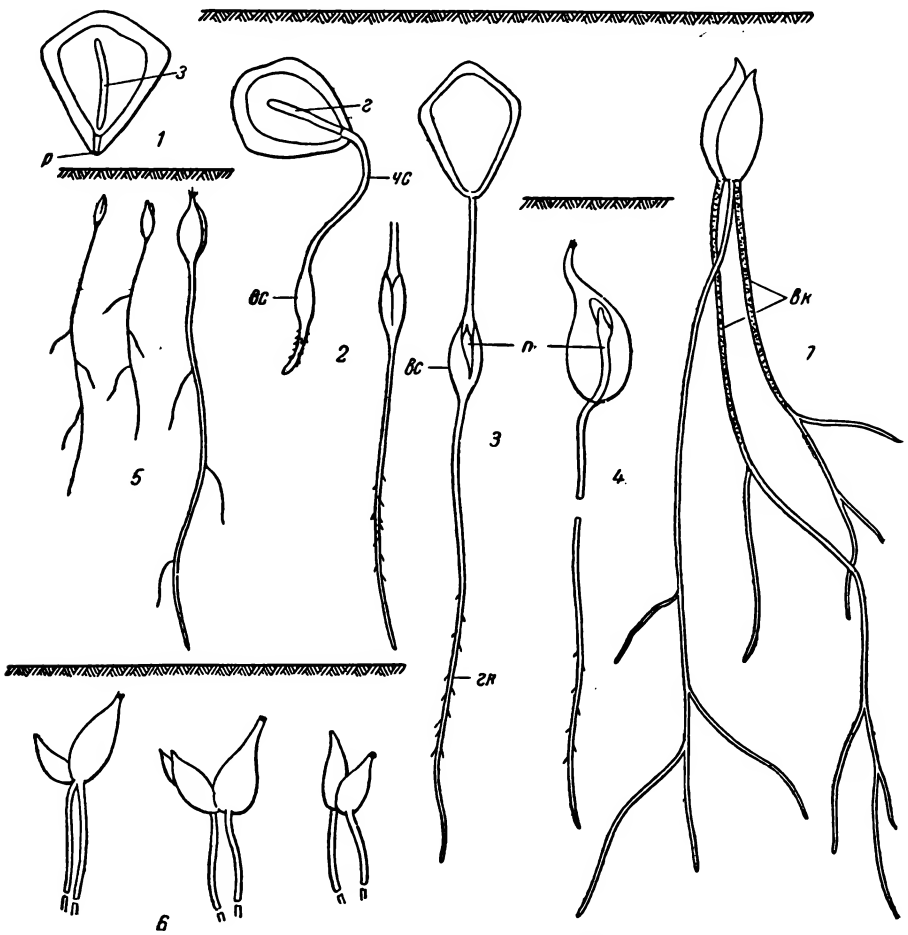


Рис. 1. Подземное прорастание *Lilium martagon* L.

1 — семя; *2—3* — начальные фазы прорастания и формирования проростка; *4* — сформировавшийся проросток (запасы питательных веществ в семени использованы, и связь проростка с семенем утрачена); *5—6* — состояние проростков осенью; *7* — двухлетняя луковица с корневой системой. *р* — рубчик; *з* — зародыш; *г* — гаусторий, *чс* — черешок семядоли; *вс* — влагалище семядоли; *п* — почечка; *гк* — главный корень; *вк* — втягивающие корни. Посев 4 IX 1960 (*1—4* — 5 VII 1961; *5—7* — 30 VIII 1961).

120 см в европейской части СССР (Маевский, 1954) и 100 см в Сибири (Попов, 1957), а количество цветков в соцветии соответственно равно 3—10 и 3—5. В нижней части стебля обычны многолистные мутовки, которых у сибирских растений, относимых к var. *pilosiusculum* (Freyn.) Misch., бывает 1 или 2 (Попов, 1957). В культуре плодоносящие растения этой лилии достигают более крупных размеров; стебель их поднимается до 1.5—1.7 м, имея 5—6 ярусов мутовчато расположенных листьев и 15—25 цветков в соцветии. На одном стебле может быть больше 60—70 листьев при длине их в средних мутовках до 15 см и ширине 2.0—2.7 см.

Соответственно изменению надземных органов усложняется структура и размеры луковиц — увеличивается количество чешуек и корешков. У мелких луковиц бывает 2—3 толстых втягивающих корня, у крупных 5—8 и до 10. Кроме того, от основания луковицы отходят более тонкие корни с разветвленной системой боковых корешков. У растений со стеблем, у его основания на уровне верхушки луковицы, образуется

дополнительный ярус корней, что вообще свойственно взрослым особям лилий. Изменения размеров луковицы и листьев в зависимости от возраста показаны на таблице.

Из таблицы видно, что размеры луковицы из года в год увеличиваются в соответствии с увеличением количества листьев (или же их размеров при неизменном количестве). Сильно изменяется вес луковиц благодаря накоплению запасов питательных веществ. У двухлетних растений с одним листом луковица в свежем состоянии вместе с корнями весит в среднем 0.44 г, без корней — 0.33 г, в четырехлетнем возрасте у ра-

Размеры луковицы и листьев лилии кудреватой разного возраста

Количество листьев на растении	Растения	Луковица			Лист			Высота стебля (в см)
		длина (в мм)	ширина (в мм)	толщина (в мм)	черешок: длина (в см)	пластинка: длина (в см)	пластинка: ширина (в см)	
Один	а	11.0	5.5	5.5	5.2	3.0	1.9*	—
	б	13.0	8.0	7.0	—	—	—	—
	в	20.5	13.0	10.0	8.3	7.8	4.4	—
Два	а	19.2	11.2	8.4	6.5 6.2	5.3 5.5	3.1 3.5	—
	б	19.7	12.0	9.3	6.5 7.5	5.1 6.0	2.9 4.0	—
	в	24.0	14.4	13.1	5.8 7.0	7.2 8.3	4.2 4.8	—
Много	а	30.2	20.3	18.5	—	9.5[1]	3.1[1]	18.0
	б	26.3	21.0	21.0	—	8.7	3.0	14.7
	в	31.5	22.4	19.3	—	8.5	2.8	31.5

стений со стеблем и 8 листьями соответственно 6.35 и 4.8 г. В течение двух лет в зависимости от количества листьев вес луковиц увеличивается в 15 раз. У плодоносящего растения со стеблем высотой 155 см с 60 листьями луковица вместе с корнями весила 80 г, без корней — 67 г при высоте ее, равной 4.5 см, и ширине 6.0 см. Луковица имеет черепитчато расположенные желтоватые чешуйки.

Подземно прорастают и семена крупных кавказских лилий — однобратственной *Lilium monadelphum* MB., близкой к ней лилии Кессельринга *L. kesselringianum* Misch. и, по всей вероятности, лилии Шовица *L. szovitsianum* Fisch. et Lall. и армянской *L. armenum* (Misch.) I. Mand. (хотя у нас имеются растения под двумя последними названиями, но они нуждаются в более точном определении). При прорастании семян лилии однобратственной черешок семядоли вытягивается до 12—20 мм, т. е. больше, чем у лилии кудреватой.

Ландыш *Convallaria majalis* L.

Плоды ландыша киноварно-красные, шаровидные, 7.5—10.5 мм в диаметре, с 3—10 семенами. Семена белковые, с плотным стекловидным эндоспермом, округлые или овальные, часто сжатые с боков, с темным рубчиком, крупные, 3.5—4.5 мм в длину и ширину, 2.5—3.2 мм в толщину. Зародыш (проэмбрио) недифференцированный, почти цилиндрический, до 2.0—2.5 мм длины, 0.6 мм ширины и 0.5 мм толщины, занимает в семени центральное положение. Дифференцированный зародыш формируется не только вне плода, но и вне семени, при его прорастании во влажной почве в условиях высокой температуры летних месяцев. При осеннем посеве или самосеве зародыш на следующий год к июлю приобретает характер подземного проростка.

У ландыша имеется существенная особенность и в способе появления зародыша из семени, пробивающегося со стороны, противоположной рубчику. В семенах большинства видов растений корешок зародыша расположен около рубчика. В. Г. Александров (1954) без оговорок указывает, что в семенах «в непосредственной близости около рубчика находится маленькое отверстие, образовавшееся из микропиле семени. Это семявход, или микропилярное отверстие. Вблизи от него в семени находится кончик корешка зародыша и через это отверстие проникает вода» (стр. 423), а при прорастании семени отсюда же первым выходит наружу корешок. Между тем появление корешка из семени со стороны, обратной рубчику, как у ландыша, свойственно и подземно прорастающим купенам, а также семенам лещины, орехов, дубов и др.

[1] Средние данные для одного растения.

При прорастании семян ландыша (рис. 2) вместе с влагалищным концом семядоли из семени выносится точка роста. Запасы питательных веществ перекачиваются из эндосперма к точке роста через верхушку семядоли по ее укороченному черешку длиной всего 0.5—1.0 мм. В точке роста начинается интенсивное деление клеток, и в пазухе трубчатого влагалища семядоли образуется почечка, которая к середине июля достигает 5—6 мм высоты (рис. 2, *2—4*). К осени почка увеличивается до 7.5—9.0 мм при толщине 1.5 мм и состоит из трех чешуй с зачаточным листом и точкой роста у его основания. Корень также быстро удлиняется, принимая часто изогнутую форму, в за-

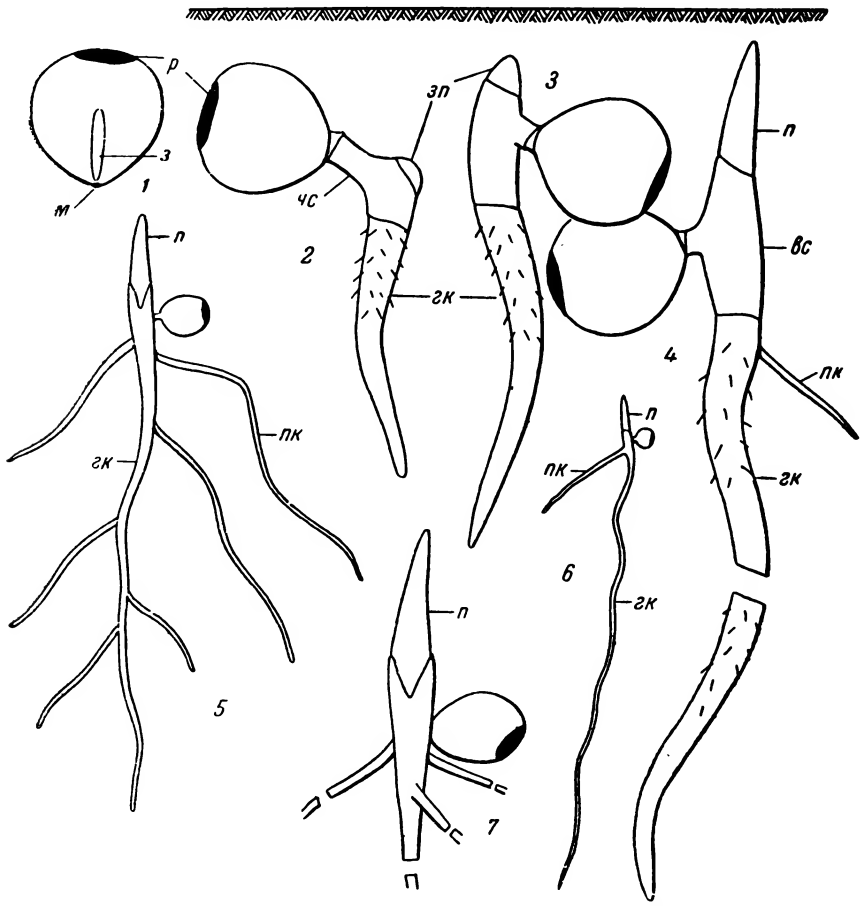


Рис. 2. Подземное прорастание семян *Convallaria majalis* L.

1 — семя; *2* — начальная фаза прорастания семени и формирования проростка; *3—4* — дальнейшее развитие проростка; *5—7* — осеннее состояние проростков. *м* — микропилярное отверстие; *пк* — придаточный корень; *зп* — зачаток почки. Остальные обозначения те же, что на рис. 1. Посев 4 IX 1960 (*1—4* — 5 VII 1961, *5—7* — 31 VIII 1961).

висимости от структуры почвенных комочков. В осеннем состоянии проростки ландыша имеют чаще всего 2 корешка, один длинный — до 7—9 см, а второй короткий — до 2—4 см. Есть проростки с 3—4 корешками, отходящими от основания почки или от верхней части главного корня (рис. 2, *5—7*).

При прорастании семян ландыша, по-видимому, возникает симбиоз проростка с грибом — на влагалище семядоли бывают заметны тоненькие нити черного цвета, похожие на гифы грибов.

Для дружного и своевременного прорастания семена ландыша, помимо высокой температуры в летние месяцы, нуждаются в достаточной влажности почвы. Осенью 1960 г. семена ландыша были высеяны в двух местах на одной и той же грядке. В 1961г. эти посевы поддерживались при разном режиме влажности почвы — часть семян получала дополнительный полив из дождевалки, вторая часть увлажнялась только атмосферными осадками. На участке с дополнительным поливом семена дружно проросли (под землей), корешки их достигли 5—7 см длины, а почки 5—6 мм высоты. На более сухой части грядки лишь незначительная часть семян, прикрытых более толстым слоем почвы, была в фазе прорастания. После дополнительного полива все семена быстро

проросли, и к концу августа проростки на обоих участках имели почти одинаковые размеры.

Весной следующего года над почвой появляется один ланцетовидный лист с двумя-тремя чешуйками у основания. Лист с черешком имеет от 5 до 6.5 см длины и 5—8 мм ширины, длина черешка равна 1—2 см. Корневая система к июню значительно разветвляется, на стержневом шнуровидном корне появляется большое количество боковых корешков, покрытых коротенькими волосками. У части всходов продолжают удлиняться корни, заложившиеся в прошлом году.

Купены *Polygonatum* All.

Ко времени созревания плодов зародыш в семенах почти всех видов купен недифференцирован. Нами были осмотрены зародыши в семенах купен лекарственной и многоцветковой, произрастающих в Московской области, и кавказских видов купен — гладкой *Polygonatum glaberrimum* C. Koch и мутовчатой *P. verticillatum* (L.) All., собранных К. Киселевой в Армении.

Плоды купены многоцветковой темно-синие с сизоватым налетом, до 8.5—11.0 мм длины и 7.5—10.0 мм ширины, заполненные зеленоватой мякотью. В плоде от 3 до 8 почти округлых семян, до 3.0—3.5 мм длины, 4 мм ширины и 3.0 мм толщины. Семя заполнено плотным стекловидным эндоспермом. Зародыш расположен со стороны обратной рубчику, против микропилярного отверстия, миниатюрный, недифференцированный, до 1 мм в длину и 0.5 мм в ширину. Зародыши формируются вне плода и семени в почве, в условиях высокой температуры летних месяцев и обеспеченности влагой.

Семя купены лекарственной крупное, овальной или реже почти округлой формы, чаще до 3.8 мм длины и 2.7 мм ширины; зародыш такого же размера, как и в семенах купены многоцветковой.

Плоды купены гладкой *P. glaberrimum* C. Koch зеленовато-сизые, в зрелом состоянии почти черные, округлые, до 10.5 мм в диаметре. В плоде до 8 семян, почти округлых или слегка ребристых, до 4.2 мм длины и 3.5 мм ширины. Рубчик коричневый, размером до 2.2×1.8 мм. Зародыш занимает центральное положение, цилиндрический, до 1.4—1.6 мм длины и 0.4—0.5 мм ширины, нерасчлененный, тупо заостренный к концам, окружен ослизненными клетками эндосперма. Эндосперм плотный, молочно-белого цвета.

У купены мутовчатой *P. verticillatum* (L.) All. плоды красные, округлые, до 7.5—9.0 мм в диаметре. В плодах, в зависимости от их размеров, семян от 1 до 11, почти округлых или овально-гранистых, до 3.0 мм в высоту и 2.5—2.7 мм в ширину. Семена блестяще-белые, близко напоминающие семена майника двулистного. Рубчик овальный, красноватый. Микропиле расположено супротивно рубчику. Зародыш в семени просвечивает. Длина зародыша 1.0—1.5 мм, ширина 0.3—0.4 мм. Внутренняя часть его несколько уже, или же, что чаще, оба конца тупо заостренные. В части семян зародыш миниатюрный, всего до 0.6 мм длины. Эндосперм плотный, молочно-белый.

При наличии такого миниатюрного нерасчлененного зародыша примерно одинакового строения и размера в семенах различных видов купен им свойствен один и тот же способ подземного прорастания.

Рассмотрим прорастание семян купены лекарственной *Polygonatum officinale* All. При прорастании ее семени так же, как у ландыша, влагалищный конец семядоли с точкой роста и зачаточным корешком пробивается со стороны, противоположной рубчику (рис. 3). Черешок семядоли укороченный (всего до 1.5 мм), так что проросток почти соприкасается с семенем. По выходе из семени влагалищная часть семядоли начинает утолщаться, принимает усеченно трубчатую форму, а внутри нее вскоре образуется почечка. От нижней части почечки отходят 1 или 2 корешка.

При осеннем посеве (4 IX 1960) семена купены лекарственной начинают прорастать в июне. При недостатке влаги прорастание их задерживается и бывает весьма неравномерным. В наших посевах, произведенных на грядке около неисправной дождевалки, при недостатке естественных осадков в мае и июне 1961 г., еще в начале июля (5 VII) имелись семена без признаков прорастания или только что выпускающие корешок, наряду с почти сформированными проростками с двумя-тремя чешуйками в почке и корешками до 5 см в длину. После улучшения поливов семена купены дружно проросли, и к концу августа проростки выровнялись. В это время у них явственно обособились корневищная часть и почечка.

Корневище проростка усеченно-конусовидное, 3.5—4.0 мм длины и 3.3 мм ширины, почка 5 мм длины и 1.7 мм ширины. В почке три чешуи и зачаточный листочек с точкой роста у основания. Проростки имели по два корешка, из которых наиболее длинный достигал 6, реже 8 см; у него были 3—4 боковых ответвления 2—3 см длины (рис. 3, *3—4*).

В конце августа—начале сентября связь проростка с семенем еще сохраняется, что указывает на неполное использование запасов питательных веществ эндосперма.

Весной следующего года над почвой появляются один или весьма редко два широколанцетовидных листочка от 4.5 до 8.0 см длины и от 5 до 10 мм ширины; черешок достигает 2.5—4.5 см. Очень рано начинается обособление нового междоузлия корневища. К началу июня новый сегмент корневища имеет до 6 мм в ширину и 2.5—3.0 мм

в высоту с заложенной верхушечной почкой возобновления и зачатками молодых корешков.

Почти так же, как у купены лекарственной, прорастают семена купены гладкой *Polygonatum glaberrimum* C. Koch. Черешок семядоли проростка у этого вида еще короче, всего 0.5—0.7 мм в длину, и проросток почти вплотную прилегает к семени (рис.4, *Б*). Влагалище семядоли почти шаровидное, внутри него формируется почечка, а от нижней части отходят корешки. В середине июня почечка достигает 2.5 мм в длину;

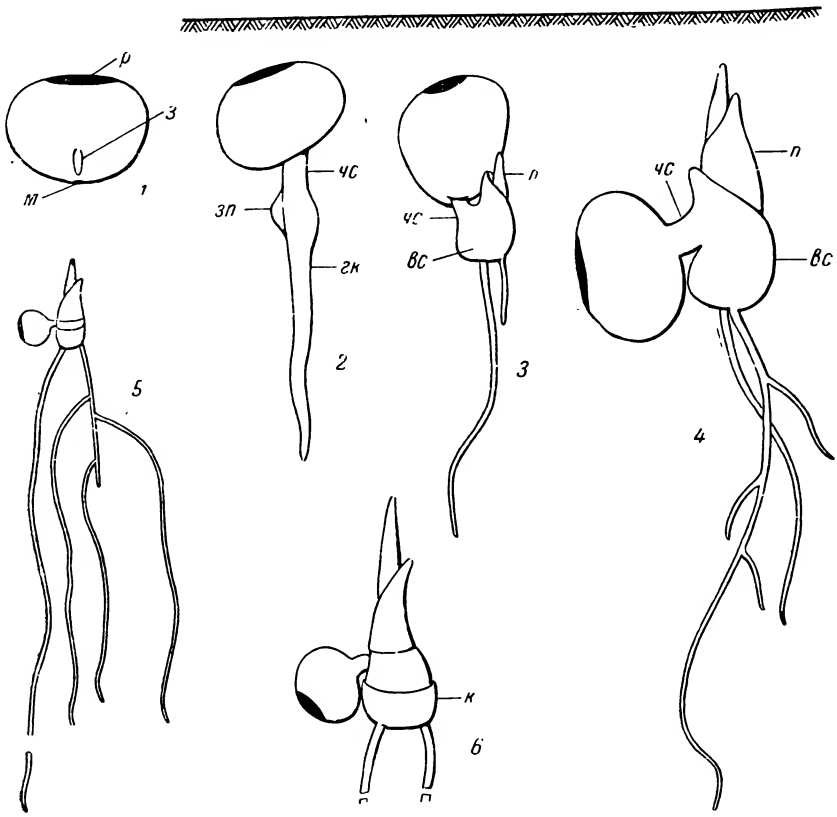


Рис. 3. Подземное прорастание семян *Polygonatum officinale* All.

1 — семя; *2* — начальная фаза прорастания и формирования проростка; *3—4* — последующие фазы формирования проростка; *5—6* — осеннее состояние проростка. к — корневище. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2. Посев 4 IX 1960 (*1—4* — 5 VII 1961; *5—6* — 31 VIII 1961).

зачаточное корневище с влагалищем семядоли имеет 5 мм в длину и 2.5—3.5 мм в толщину, стержневой корень удлиняется до 3—5 см. Закладываются боковые корешки 0.3—0.7 см длиной.

В отличие от указанных двух видов проросток купены мутовчатой *Polygonatum verticillatum* All. имеет удлиненный до 5—6 мм черешок семядоли (рис. 4, *А*). Как и у купены гладкой, влагалище семядоли почти шаровидное. Сроки прорастания семян и формирования проростка у этих купен совпадают. В середине июня можно наблюдать проростки в разных фазах формирования — от только что прорастающих семян до растений с почечкой и корневой системой (рис. 4).

Купена переменчивая *Polygonatum commutatum* Dietr.

Семена купены переменчивой, распространенной во влажных лесах Северной Америки, были получены в конце марта 1960 г. из ботанического сада Гёттингенского университета. В грунт их высеяли 22 июня 1960 г. одновременно с трудно прорастающими семенами калин и пионов, предполагая, что при летнем посеве надземные всходы могут появиться весной следующего года. В 1961 г. многие виды пионов дали дружные всходы, в меньшем количестве были получены всходы калин, а у купены переменчивой из довольно большого количества высеянных семян появился всего один надземный всход. Остальные семена, хотя и проросли, но дали лишь подземные проростки.

Семена купены переменчивой почти округлые — 4 мм длины и 3.7 мм ширины. Начальные фазы прорастания семян этого вида не были прослежены. В первый раз мы

осмотрели ее проростки в начале июля (5 VII 1961); в это время уже имелись достаточно хорошо сформированные проростки с почкой и корешками (рис. 5). Так же, как и у купены лекарственной, корешок проростка из семени пробивается со стороны, противоположной рубчику. Черешок семядоли короткий, всего 1.0—1.5 мм длины.

В течение июня, июля и августа подземный проросток полностью сформировывается за счет запасов, накопленных в семени. К концу августа—началу сентября проростки выравниваются. В это время среди них нет резко выделяющихся по своим раз-

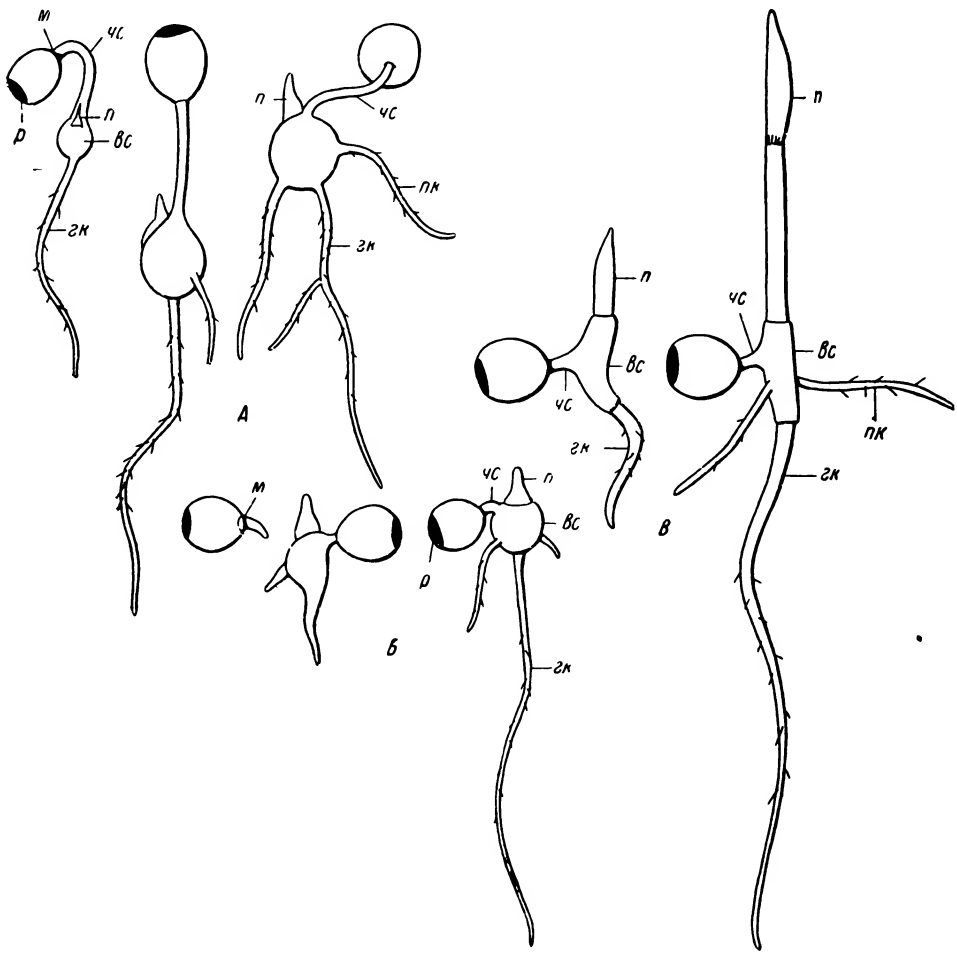


Рис. 4. Подземное прорастание семян купен и майника.

А — *Polygonatum verticillatum* All.; *Б* — подземное прорастание семян купены гладкой *P. glaberrimum* C. Koch; *В* — подземное прорастание семян майника двулистного *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt.
Обозначения те же, что на рис. 1 и 2. Посев 11 X 1961, зарисовано 18 VI 1962.

мерам, как это наблюдается еще в июне. Проросток хорошо расчленен на корневище яйцевидной формы (с небольшим уплощением) до 4.0—5.0 мм длины, 3.5—4.0 мм ширины и 3.0—3.5 мм толщины и почку 6.0—6.5 мм длины и 1.5—2.0 мм ширины. От нижней части корневища отходят 2—3 (4) корешка различной длины (рис. 5, *3*). Наиболее длинный корешок достигает 9.0—10.0 см (вместо 4.5—6.5 см в начале июля), следующие 2—3.5—4.5 см (вместо 1.5 см в первой декаде июля).

Почка состоит из 5—6 чешуй и зачаточного листочка бледно-зеленой окраски с точкой роста у основания. На корневище сохраняется след одной чешуи, следовательно, у подземного проростка всего развивается 6—7 чешуй.

На следующий год над почвой появляется один лист с широко-ланцетовидной или овальнояйцевидной пластинкой. Лист с черешком имеет в длину 6 см, в ширину 1.8 см, длина черешка 2.5 см. К концу мая новое междоузлие корневища по размеру значительно превышает корневище проростка и имеет почку возобновления, а также 1—2 корешка до 3 см длины. В течение лета сформировывается довольно крупное корневище (до 22.5 мм длины и 6.3 мм толщины с крупной почкой возобновления и 10—12

корешками. У купены переменчивой уже на первом году надземной вегетации намечается ветвление корневища — помимо верхушечной почки, в нижней части его закладывается вторая почка — 5.5 мм длины с подразделением на корневищную и стеблевую части.

Двухлетние растения купены переменчивой имеют 2 надземных побега с 2 или даже 3 листьями, каждый с самостоятельным междоузлием корневища. По сравнению с европейскими видами купен, купена переменчивая развивается быстрее и в короткий срок дает более крупные растения с разветвленным корневищем.

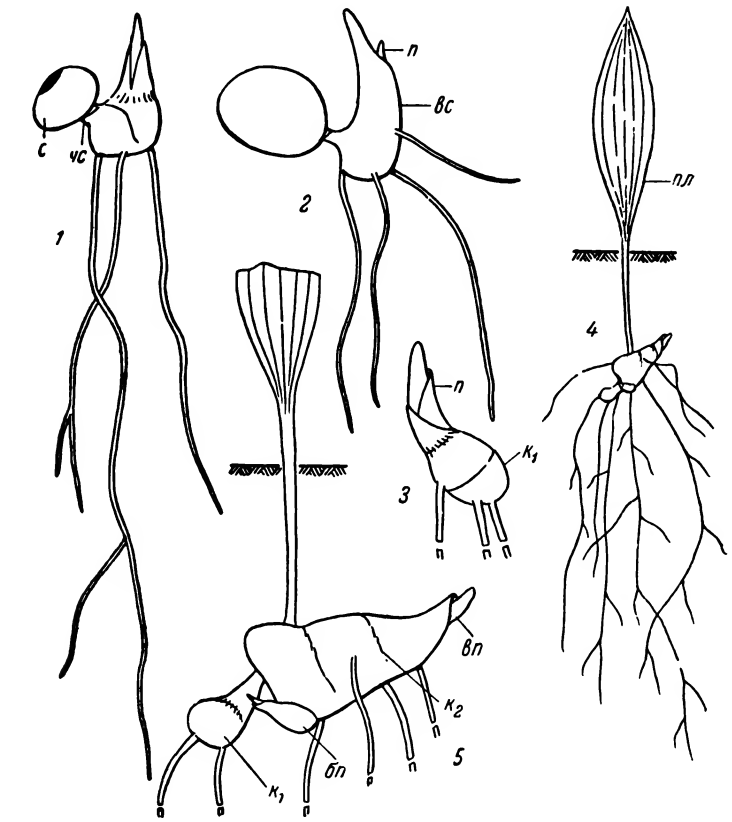


Рис. 5. Подземное прорастание *Polygonatum commutatum* Dietr.

1—2 — состояние проростков 5 VII 1961 (посев семян 22 VI 1960); *3* — подземный проросток осенью (31 VIII 1961) с хорошо сформированной почкой и зачаточным корневищем; *4* — растение в первый год надземного развития; *5* — увеличенное схематическое изображение корневища того же растения; *с* — семя; $к_1$ — корневище подземного проростка; $к_2$ — корневище, выросшее в первый год надземного развития проростка; *вп* — верхушечная почка на корневище; *бп* — боковая почка; *пл* — первый надземный лист. Остальные обозначения те же, что на рис. 1, 2 и 3.

Майник двулистный *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt.

Подземный способ прорастания свойствен и семенам майника двулистного, широко распространенного растения в наших хвойных и смешанных лесах. В семенах майника зародыш расположен со стороны обратной рубчику, против микропилярного отверстия. Несмотря на меньшие размеры плода (4.8—5.5 мм в диаметре) и семени (2.2—2.7 мм) по сравнению с купеной, зародыш в семенах майника крупнее, чем у купены (он достигает 1.5 мм длины и 0.4 мм в диаметре); зародыш овально цилиндрический, недифференцированный.

Семена майника были собраны в середине сентября 1961 г. в Верхне-Клязьминском лесничестве Московской области и высеяны 11 X 1961. В середине июня 1962 г. в почве были проростки в разных фазах формирования. При прорастании семени с влагалищной частью семядоли выносятся точка роста и зачаток корешка. Черешок семядоли короткий, до 1.0, редко 1.5 мм длины (рис. 4, *В*). Влагалище трубчатое. Хорошо сфор-

мированные проростки в середине июня имеют почку до 10—15 мм длины, своей верхушкой доходящую почти до уровня почвы, и стержневой корень от 2.0 до 4.0 см. У части проростков имеются боковые корешки длиной до 5—10 мм. За последующие летние месяцы проросток майника претерпевает значительные изменения в сторону усложнения. К осени у многих проростков образуется корневище с 2—3, реже 4 междоузлиями и мутовчато расположенными боковыми корешками в узлах. При повреждении основной почки новый побег может развиться из запасной почки, заложенной в пазухе чешуи в узле корневища.

Пионы *Paeonia* L. и калины *Viburnum* L.

У этих древних представителей растительного мира ко времени созревания плодов в семенах имеется лишь зачаточный, мало дифференцированный зародыш, составляющий незначительную долю процента от веса и размеров семени. Семена их имеют эндосперм, и за счет его питательных веществ при благоприятных условиях вне плода

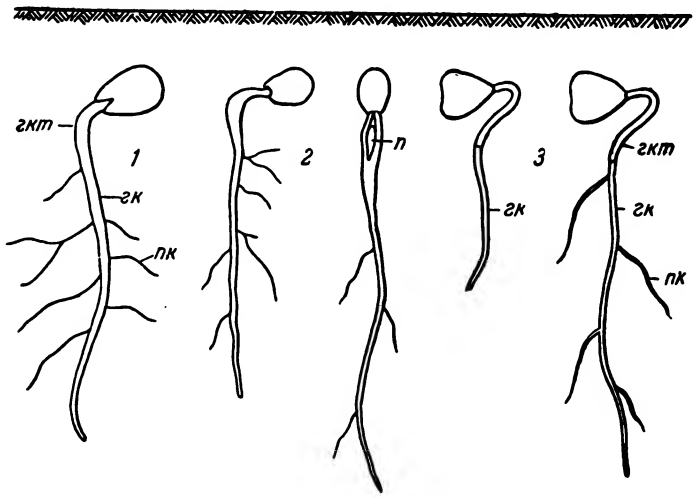


Рис. 6. Осеннее состояние проростков пионов и калины (31 VIII 1961).

1 — проросток *Paeonia albiflora* Pall.; 2 — проросток *Paeonia obovata* Max., у правого проростка в пазухе черешков семядолей видна почечка; *3* — проростки *Viburnum opulus* L. *гкт* — гипокотиль. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

формируется зародыш. По способу прорастания семян пионы и калины стоят близко к описанным выше растениям из семейства лилейных. Но у них есть и существенное различие в летне-осеннем развитии зародыша и его подготовке к надземному прорастанию весной следующего года. Зародыш их к этому времени увеличивается в несколько раз и имеет хорошо разветвленный корень, выходящий за пределы семени, но семядоли с почечкой остаются в семени, тогда как у купены, лилии и ландыша зародыш-проросток формируется вне семени, используя запасы его через черешок семядоли.

У пионов и калин при запоздалом осеннем посеве всходы появляются лишь на вторую весну, а при летнем (июньском) посеве значительная часть семян прорастает весной следующего года. Осмотр посевов пионов в осеннем состоянии, а также самосевных семян около куртин показывает, что за летние месяцы зачаточный зародыш не только заполняет семя, но выпускает корешок длиной до 5 см, а у некоторых крупносемянных видов и до 6—9 см. На основном стержневом корне появляются боковые корешки в числе 3—5 и длиной от 1.0 до 2.5—3.0 см (рис. 6, *1*, *2*). Развиваются крупные семядоли, проходящие через все семя, и между ними почечка с зачаточным листом. В таком состоянии семена-проростки зимуют, и на следующий год рано весной развертывают один надземный лист, сохраняя семядоли в семени. Подобное условно-подземное прорастание свойственно почти всем пионам, за исключением степного (тонколистного — *Paeonia tenuifolia* L.) и древовидного.

Свежие семена большинства видов пионов из урожая текущего года в условиях Подмосковья после созревания вступают в период покоя и до лета следующего года не претерпевают никаких внешнезаметных морфологических изменений. Но есть виды пионов, семена которых имеют короткий период покоя. После выпадения из плода на влажную почву при теплой продолжительной осени в них начинается формирование зародыша. В предзимнем состоянии у них появляется короткий стержневой корень до 1.5—2.0 см длины. Весной следующего года они дают надземный побег. К числу та-

ких скоро прорастающих пионов относится пион белоцветковый *Paeonia albiflora* Pall., у которого можно получить довольно дружные всходы весной следующего года при посеве семян вскоре после их созревания.

У другого дальневосточного вида — пиона обратно-овального *P. obovata* Max. — семена имеют более устойчивый период покоя. Даже при одновременном посеве с семенами пиона белоцветного зародыш их не трогается в рост, и в Москве они прорастают только на вторую весну.

Семена калин — обыкновенной, Саржента и других видов — при посеве осенью предыдущего года или самосеве в весенние месяцы имеют в конце лета хорошо развитый зародыш с крупными семядолями, почечкой между ними и длинным стержневым корнем до 4—5 см с несколькими боковыми корешками. Семядоли из оболочки семени осенью не выходят (рис. 6, *3*) и лишь рано весной показываются над почвой.

Из осмотра большого количества проросших самосевных семян калины обыкновенной можно заключить, что для дружного прорастания их весной следующего года не столько важны размеры зародыша осенью, в частности длина выступившего из семени корешка, сколько само наличие этого процесса. В предзимние месяцы и зимой при талой почве под снегом зародыши-проростки, по-видимому, выравниваются. Весной одинаково дружно прорастают как семена, у которых стержневой корень достигает в сентябре 4—5 см длины и имеет боковые корешки, так и семена с коротким стержневым корнем длиной до 1.5—2.0 см.

Влияние пониженной температуры на последующее развитие проростков

Для дальнейшего нормального развития и образования надземных побегов проростки указанных выше растений должны определенное время находиться в условиях пониженной температуры. При постоянной положительной температуре, обычно вполне достаточной для роста и развития растений, они в размерах не увеличиваются и надземного побега или листьев не образуют.

В зиму 1961/62 г. был поставлен следующий опыт. До наступления заморозков, 1 сентября 1961 г., были выкопаны подземные проростки ландыша, купен лекарственной и переменчивой, лилии кудреватой, пионов белоцветного и обратноовального и калины обыкновенной и пересажены в горшки по 10—15 экземпляров (опыт проводился в двух повторностях).

С 1 по 14 сентября все горшки находились в комнате. 14 сентября одна партия горшков была помещена в холодильник с температурой 0—2° (временами до 5°), где они находились в течение 4 месяцев (до 20 января 1962 г.), а другая партия была оставлена в лаборатории в условиях комнатной температуры (16—18°). К 20 января в горшках, находившихся в холодильнике, тронулись в рост несколько проростков трех видов: показалось по одному проростку дальневосточных пионов и два шиловидных проростка ландыша. Проростки остальных видов не имели внешне заметных изменений. После перенесения в комнату все эти проростки тронулись в рост и вскоре образовали нормальные листья, типичные для всходов каждого вида. Проростки, находившиеся в лаборатории при комнатной температуре, остались без изменения и до июня не дали надземных побегов или листьев. Внешний вид проростков 15 марта 1962 г. показан на рис. 7.

Оптимальные сроки нахождения проростков в условиях пониженной температуры можно установить опытами. Однако следует заранее предполагать, что этот срок значительно короче продолжительности нашей зимы. Об этом отчасти можно судить по ранневесеннему пробуждению проростков еще под снегом, под яркими лучами весеннего солнца. В третьей декаде ноября 1962 г. подземные проростки купен, лилий, майника, ландыша и калины обыкновенной были выкопаны из почвы, подмерзшей сверху, и внесены в комнату. Проростки этих видов в чашках Петри вскоре тронулись в рост и после пересадки их в середине декабря в горшки образовали нормальные растения с хорошо сформированными листьями. У купены лекарственной были пересажены двухлетние сеянцы, давшие в 1962 г. надземный побег. В начале января эти сеянцы образовали сте-

бель до 6.0—8.5 см в высоту, с 3—4, реже 2 ланцетовидными листьями и 2 пленчатыми чешуйками у основания.

Морозами, стоявшими до 20 ноября, у части сеянцев с поверхностным расположением корневищ были повреждены почки. Еще больше пострадали почки подземных проростков майника, своей верхушкой сравнявшиеся с уровнем почвы или даже чуть-чуть его превышавшие. Но в отличие от проростков других видов растений они имеют запасные почки на нижележащих узлах корневища и могут образовать новый побег.

Из проростков, внесенных в комнату в конце ноября, первое время замедленно развивались растения ландыша и особенно калины обыкновенной. После перемещения горшков с этими проростками ближе к окну, где температура по ночам опускалась до +5°, они вскоре выправились. Следовательно, за 2 осенних месяца с пониженной температурой и небольшими заморозками в подземных проростках растений произошли существенные превращения запасных веществ, и они оказались вполне подготовленными для дальнейшего развития.

Несколько иным было поведение проростков лилии однобратственной, выкопанных 18 VI 1962 и находившихся в комнате в чашке Петри. Все лето и до конца ноября они никаких признаков роста не проявляли. В начале декабря они тронулись в рост и после пересадки в горшок образовали по 1 нормальному ланцетовидному листу. Для перехода к надземному развитию для них оказалось вполне достаточным то понижение температуры, которое было в комнате в осенние месяцы. У проростков кавказских растений — купены гладкой, купены мутовчатой и лилии армянской, выкопанных в тот же срок, в течение осени и зимы никаких внешне заметных изменений в размерах не было, позеленели лишь верхушки почек.

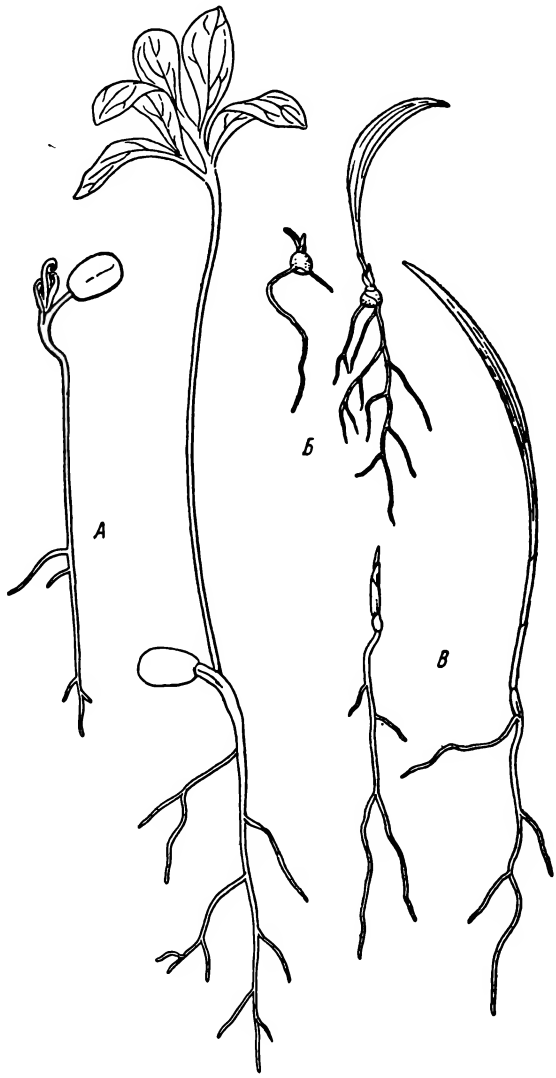


Рис. 7. Развитие проростков в зависимости от температуры.

Проростки каждого вида, данные на рисунке слева, были внесены в комнату 1 сентября 1961 г. и, находясь в течение 6.5 месяцев в условиях комнатной температуры, не тронулись в рост; проростки, данные справа, в течение 4 месяцев находились в условиях пониженной температуры (с 14 IX 1961 по 20 I 1962); при перенесении в комнату они начали расти и образовали нормальные листья.
А — *Paeonia albiflora* Pall., *Б* — *Polygonatum officinale* All., *В* — *Convallaria majalis* L. Зарисовано 30 III 1962.

Выводы

1. Существует значительная группа многолетних травянистых растений, преимущественно из семейства лилейных (*Liliaceae*), у которых проростки в 1-й год жизни ведут подземный образ жизни. К числу таких растений относятся ландыш майский *Convallaria majalis*, купены — лекарственная *Polygonatum officinale*, многоцветковая *P. multiflorum*, широколистная *P. latifolium*, гладкая *P. glaberrimum*, мутовчатая *P. verticillatum*, переменчивая *P. commutatum*, лилии — однобратственная *Lilium monadelphum*, кудреватая *L. martagon*, Кессельринга *L. kesselringianum*, майник двулистный *Majanthemum bifolium*.

2. У всех этих видов растений семена имеют эндосперм и ко времени созревания плодов зародыш остается недифференцированным; его развитие останавливается на предзародышевой (проэмбриональной) фазе. Остановка развития зародыша на ранней фазе в семействах *Ranunculaceae* и *Liliaceae* считается признаком примитивности (П. Магешвари, Н. В. Цингер). Зародыш их формируется вне плода и семени во влажной почве, в условиях теплых летних месяцев на следующий год после созревания плода, за счет запасов, накопленных в эндосперме. В течение летних месяцев формирование зародыша продвигается настолько далеко, что к осени он принимает форму проростка с почкой, корневищем и разветвленной корневой системой.

3. Несмотря на сравнительно крупные размеры и хорошо выраженную расчлененность на органы, проросток в 1-й год жизни не образует надземных листьев; лишь после нахождения в условиях пониженной температуры зимних месяцев, рано весной следующего года появляется надземный лист.

4. По характеру осеннего развития и подготовки семян к весеннему прорастанию к описываемым растениям весьма близки пионы и калины. В семенах их ко времени созревания плодов имеется лишь миниатюрный зачаточный зародыш, который формируется только на следующий год после созревания семян во влажной почве; но эпикотильная часть зародыша осенью остается в семени.

В литературе пионы и калины относятся к растениям, семена которых в период прорастания имеют двойной период покоя. Двойной период покоя свойствен и семенам подземно прорастающих купен, ландыша и лилий. Зародыш их формируется при высокой температуре летом, а надземное развитие начинается лишь после пребывания в условиях пониженной температуры зимних месяцев. Однако в течение некоторого отрезка зимы эти проростки находятся в состоянии не органического, а вынужденного покоя. В специально поставленном опыте после 4-месячного пребывания при температуре 0—2° проростки образовали вполне нормальные растения.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1954). Анатомия растений. 3-е изд. — Алферов В. Л. (1952). Из опыта семенного размножения лилий. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 12. — Андронов Н. М. (1953). Особенности развития всходов калины обыкновенной. Лесн. хоз., 6. — Благовещенский А. В. (1953). Биохимия трудного прорастания семян. Тр. Главн. бот. сада АН СССР, III. — Васильченко И. Т. (1936). О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 3. — Воронов Ю. Н. (1928). Черноморское побережье и субтропические культуры. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXI, 2.—Грушвицкий И. В. (1961). Женьшень. — Крокер В. и Л. Бартон. (1955). Физиология семян. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосемянных. — Маевский П. Ф. (1954). Флора средней полосы Европейской части СССР. 8-е изд. — Манденова И. (1942). Лилии Кавказа. Тр. Тбилисск. бот. сада, 8. — Николаенко Н. П. (1954). Лилии. 2-е изд. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири, I. — Родионенко Г. И. (1961). Род Ирис. — Толмачев А. И. (1959). О флоре острова Сахалина. — Трофимов Т. Т. (1959). Особенности прорастания семян калины обыкновенной (*Viburnum opulus* L.). Вестн. МГУ, 4.— Цингер Н. В. (1951). Причины медленного прорастания семян пионов. Тр. Главн. бот. сада АН СССР II. —

Diels L. (1918). Das Verhältniss von Rhytmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. Ber. deutsch. Bot. Gesellsch., XXXVI. — Irmisch Th. (1855). Beiträge zur vergleichen den Morphologien der Pflanzen. VI. Ueber *Smilacina bifolia* Desf., *Convallaria majalis* L., *C. Polygonatum* L., *C. verticillata* L. und *Paris quadrifolia* L. Abh. naturforsch. Gessellsch. Halle, III, 3. — Scharfetter R. (1922). Klimarhytmik, Vegetationsrhytmik und Formationsrhytmik. Oester. Bot. Zeitschr., LXXI, 7—8.

Ботанический сад
Московского государственного
университета.

ON THE TYPES OF SEED GERMINATION IN SOME PERENNIAL PLANTS

By T. T. Trofimov.

SUMMARY

The article comprises a description of the characteristic features of the germination of seeds of several species of *Liliaceae* Adans. the seedlings of which are characterized by the subterranean life habit during the first year of life. These species are as follows: *Convallaria majalis* L., *Majanthemum bifolium* (L) Fr. Schmidt, *Polygonatum officinale* All., *P. multiflorum* (L.) All., *P. latifolium* (Jacq.) Desf., *P. glaberrimum* C. Koch, *P. verticillatum* (L.) All., *P. commutatum* Dietr., *Lilium monadelphum* MB., *L. martagon* L., *L. kesselringianum* Misch.

The seeds of these species require a change of temperature in the course of their germination: their embryo is formed at high summer temperatures, while the superterranean shoot develops only after a period of exposure to low temperature. *Paeonia* L. and *Viburnum* L. require a similar compound autumn pretreatment for the successful superterranean germination.

581.526.53 : 074 : 628.113 : 032 (471.45 : 477)

Ф. Я. Левина

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ В ПОЛОСЕ ПОДПОРА ВОДАМИ ЦИМЛЯНСКОГО И ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ[1]

(Получено 8 XII 1962)

Летом 1961 г. (вторая половина июля и первая половина августа) нами обследовалась территория вдоль Цимлянского и Волгоградского водохранилищ, в основном в зоне полупустыни в Ростовской и Волгоградской областях.

Водохранилища затопили пойму и значительную площадь надпойменных террас Дона и Волги, нижние и средние части склонов многочисленных балок и оврагов. Цимлянское водохранилище существует 11 лет, Волгоградское — около 3—4 лет.

А. Б. Авакян и В. А. Шарапов (1960) относят Цимлянское водохралище к озерно-речным, к типу долинных. Его характеризуют интенсивные процессы переформирования и подтопления берегов, обусловливаемые разгоном высоких волн на невысокие берега, сложенные рыхлыми породами, легко поддающимися размыву.

Расчеты подпора грунтовых вод на Цимлянском водохранилище, сделанные В. А. Клюевой (1957), позволили ей прийти к выводу, что их воздействие простирается на полосу до 13—14 км шириной, причем подпор в пределах этой полосы с удалением от берега значительно уменьшается.

А. И. Баранова (1961) подчеркивает стимулирующее влияние подпора грунтовых вод также и на развитие эрозионных процессов. Однако она полагает, что не следует их целиком связывать с водохранилищем, ввиду его еще недолгого существования.

В. А. Клюева (1959) считает наиболее оползневым участок вдоль Цимлянского водохранилища между станцией Жуковской и поселком Кривским, что соответствует и нашим наблюдениям. Эти оползни суффозионного характера, так как выходы грунтовых вод здесь сопровождаются натеками песка.

Согласно С. Л. Вендрову (1961), процессы переформирования берегов Цимлянского и Волгоградского водохранилищ влекут за собой нежелательные изменения физических свойств слагающих их пород, особенно суглинков. Ведущий фактор — волновая абразия, вызывает обводнение породы вглубь на сотни метров и даже на километры, что способствует интенсивному развитию обвалов и оползней берегов, ведущих к потере земельных ресурсов. Как и Клюева (1957), автор подчеркивает непосредственное влияние водохранилища на неширокую полосу. Мы разделяем эти мнения.

По данным Ф. С. Зубенко (1958),[2] на Цимлянском водохранилище характерны обрывистые, отвесные берега (60—80°). Наблюдаются их обру-

[1] Рекогносцировочно-маршрутные обследования производились Институтом географии АН СССР в связи с проблемой «Преобразование природы Юга и Юго-востока Русской равнины». Отсутствие в составе экспедиции почвоведа препятствовало более полному изучению растительности.

[2] Отчет Цимлянской экспедиции Лаборатории аэрометодов АН СССР (1958): Изучение процессов переформирования берегов и прилегающих побережий на существующих водохранилищах на основе аэрофотосъемки в целях составления прогнозов при создании новых водохранилищ (рукопись).

шивание и оползни (последние нам довелось неоднократно видеть и вдоль Волгоградского водохранилища). Там, где глины переслаиваются песками, крутые склоны испытывают сильное подмывание. Эти явления обусловлены и климатическими факторами. Согласно наблюдениям автора, талые и летние дождевые воды вызывают оплывание и сносы пород со склонов. Максимальное разрушение и отступание берегов Цимлянского водохранилища (наблюдавшееся нами также и на Волгоградском) связано с высокими, крутыми склонами — бывшими коренными берегами р. Дона. Здесь, в условиях значительного разгона волн, абразионные процессы протекают с большой интенсивностью.

В задачи наших обследований входило также выявление воздействия подтопления на почвы и растительность. Н. Н. Семенова (1958)[1] указывает на увеличивающуюся степень солонцеватости почв с приближением к водохранилищу, а также на деградацию в этих условиях почв-солонцов. Последнее неоднократно наблюдалось и нами на чернополынниках, вдоль берега водохранилищ.

В сухостепной подзоне на обследованной территории распространены темнокаштановые почвы, в полупустыне — собственно каштановые и светлокаштановые солонцеватые почвы.

На водоразделах и надпойменных террасах почву подстилают лёссовидные суглинки, зачастую песчаники. В первом случае формируются более тяжелые, во втором — почвы легкого механического состава.

В данной статье мы не касаемся обширной геоботанической литературы (работы И. В. Новопокровского и др.), посвященной району обследований. Необходимо, однако, отметить статью В. Д. Александровой (1954). Она правомерно отнесла все левобережье Дона, примыкающее к Цимлянскому водохранилищу, к зоне полупустыни (по Александровой — к подзоне полынно-злаковой пустынной степи).[2] Таким образом, граница полупустыни, показанная ранее Новопокровским, проводится Александровой западнее.

В пределах обследованной территории природная растительность в степной и полупустынной зонах сохранилась лишь незначительными участочками на средних, а чаще только на верхних частях склонов водоразделов, надпойменных террас и балок. На фоне повсеместно господствующих распашек изобилуют сорняки. Небольшие площади занимает также и залежная растительность. Мы остановим свое внимание вначале на природной растительности полупустыни. Сведения по уцелевшей степной растительности имеются в упомянутом отчете Лаборатории аэрометодов, в отчете Е. И. Клеткиной (1958 г.).

В полупустыне на каштановых, светлокаштановых солонцеватых почвах и на мелких солонцах, подстилаемых лёссовидными суглинками, характерны сообщества ромашника и полыни черной. Так, на левом берегу Цимлянского водохранилища в окрестностях с. Кривского, в полосе подпора и крупных отвалов, вдоль высокого берега, покрытого глубокими трещинами (параллельными берегу), мы наблюдали остепненный ромашничник. В его сообществах на почве, переходной между темно- и светлокаштановой солонцеватой, кроме ромашника *Pyrethrum achilleifolium*, в синузию полукустарничков входят прутняк *Kochia prostrata*, полынь Лерха, формы переходные между ней и полынью таврической. Синузия злаков представлена житняком *Agropyrom desertorum*, тырсиком *Stipa sareptana*, типчаком *Festuca sulcata* и единичным тонконогом *Koeleria gracilis*. Житняк и тырсик с обильными генеративными побегами являются содоминантами. В данной житняково-ромашниковой ассоциации ярко выделяются единичные кустарники курчавки *Atraphaxis frutescens*, покрытой многочисленными плодами, либо куртины наголоватки *Jurinea*

[1] Упомянутый отчет Лаборатории аэрометодов АН СССР (1958).

[2] Обследования производились Комплексной научной экспедицией по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР в 1949 г. до затопления этой территории.

multiflora и грудницы *Linosyris villosa*. Изобилуют остатки мятлика луковичного *Poa bulbosa*, перечника пронзеннолистного *Lepidium perfoliatum*. Общее проективное покрытие достигает 40—50%. В напочвенном покрове пятнами выделяется степной мох — *Tortula ruralis*.

Заслуживают внимания два растения, обнаруженные в данной ассоциации. Речь идет о ксерофильных полукустарничках — *Alyssum tortuosum* и *Veronica multifida*. Присутствие их показалось нам необычным. В работах Новопокровского, Александровой и Клеткиной [1] они нигде не упоминаются. Оба вида встречаются обычно в степных сообществах на щебнистых и песчаных почвах. Примечательно, что нам не довелось их наблюдать в аналогичного характера ассоциациях ромашника и других полукустарничков в более восточных полупустынях — на Ергенях и на Северном Прикаспии, нет их и в Зауралье (Никитин, 1954а, 1954б).

Наше внимание привлек также остепненный чернополынник вдоль невысокого левого обрывистого берега Волгоградского водохранилища, в окрестностях с. Приморска. Он находится в полосе подтопления и отвалов, на деградированном мелком солонце. Сообщества полыни черной выделялись необычным для жаркого июля зеленым обликом. В эту пору, как правило, ее коричневатые листья, усыхая, повисают, сворачиваются. Наиболее характерной была курчавково-житняково-чернополынная ([Atraphaxis frutescens] Artemisia pauciflora+Agropyron desertorum) ассоциация. Полынь отличалась обилием зеленых вегетативных и генеративных побегов, она достигала 30—35 см выс. В таком же состоянии хорошей жизненности находился житняк (до 40 см выс.) с крупными генеративными побегами, а также курчавка кустарниковая (до 45 см выс.). Кроме эдификатора полыни черной, в синузию полукустарничков входят единичные прутняк, полынь Лерха, куртинки ромашника. Уцелели сухие стебли с пустыми коробочками у тюльпанов Шренка и двуцветкового, сухие остатки серпухи *Serratula xeranthemoides*, мятлика луковичного, перечника пронзеннолистного. В напочвенном покрове обильны накипные лишайники, по мнению А. Н. Окснера,[2] свойственные растительности сухих степей и особенно пустынным сообществам в зоне полупустыни: *Aspicilia fruticulosa* (Eversm.) Flagey, *Placodium lentigerum* (Web.) Ach., *Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenk., *Eudopyrenium hepaticum* (Ach.) Koerb., *Thalloedema coeruleonigricans* (Ach.) Nyl., *Parmelia ryssolea* (Ach.) Nyl., *P. vagans* (Ach.) Nyl.

Прекрасная жизненность полыни черной и ее сокомпонентов, как и заметная деградация мелких солонцов, обусловлены, надо полагать, прямым воздействием находящегося рядом бассейна. Положительно сказалось его влияние в полосе подпора и на полынниках, образуемых сообществами полыни белой (Лерха) *Artemisia lercheana* и полыни таврической *A. taurica*, а также сообществами форм, переходных между ними. Особи всех этих видов, достигая 35—45 см и более выс., характеризовались обилием облиственных вегетативных и генеративных побегов.

Сказалось влияние водохранилища и на распространении на полях, на водоразделах и надпойменных террасах, т. е. на высоких элементах рельефа таких мезофильных сорняков как дурнишники *Xanthium strumarium* и *X. californicum*. Нам довелось наблюдать в окрестностях сел. Цимлянского и Хорошево любопытную картину их распространения, начиная от берега (уреза воды) Цимлянского водохранилища и далее вверх по склонам на водораздел. Заселяя густую сеть тропок, они ярко выделялись на фоне светлого известняково-щебнистого субстрата склона своими густооблиственными приземно-распластанными побегами, образующими почти чистые заросли.

В районах с преобладающими распашками привлекает к себе внимание сорная растительность. В ряде местностей поля кукурузы и подсолнечника,

[1] Отчет Лаборатории аэрометодов (1958 г.).

[2] Лишайники любезно определены А. Н. Окснером. Пользуемся здесь случаем принести ему свою благодарность.

как и летние пары, «забиты» сорняками. Встречаются молодые бурьянистые, острецовые и пырейные залежи, а также старозалежные полынники. Обратимся к их обзору.

На обследованной территории, залежи, подобно таковым в полупустыне на Ергенях (Левина, 1953 : 119—125), представлены следующими четырьмя стадиями зацелинения растительности.

1. Бурьянистая стадия 2—4-летней давности

В состав бурьянистых залежных группировок во второй половине вегетационного периода входят преимущественно летне-осенние однолетники: щирицы — *Amaranthus albus*, *A. retroflexus*, *A. blitoides*, марь городская *Chenopodium urbicum*, марь белая *Ch. album*, курай русский *Salsola ruthenica*, куриное просо *Echinochloa crus galli*, эхинопсилон *Echinopsilon sedoides*. В районах, примыкающих к низовьям р. Дона, особенно заметную роль на бурьянистых залежах играют виды дурнишника обыкновенного и калифорнийского. Характерным нам показалось отсутствие лебеды *Atriplex sphaeromorpha*.

Массово распространенные щирица белая и дурнишники сильно угнетают своими приземноразрастающимися особями пропашные культуры — кукурузу, подсолнечник и просо.

Остановимся на карантинном сорняке — щирице жминдовидной *Amaranthus blitoides*. Соседствуя с щирицей белой, она также местами сильно засоряет кукурузные поля. И. В. Новопокровский (1940) ее характеризует как обычное сорное растение пустырей и огородов г. Ростова. Нет о ней сведений в статье Александровой (1954), как и в отчете Клеткиной (1958 г.). Б. Н. Горбачев, В. А. Малерова и П. А. Сазанова (1941) подчеркивают ее распространение на полях Ростовской области отдельными очагами.

Мы наблюдали *A. blitoides* в окрестностях Ростова, Новочеркасска, в долине р. Кумшака, вдоль левого берега Цимлянского водохранилища на полях: в окрестностях сел Комарова, Майорова, Красноярского, Ближних Чигонак, Котельникова, г. Волгодонска (вдоль дорог), на левом берегу Волгоградского «моря» — в окрестностях Погромовки и других сел.

Уделим внимание дурнишнику обыкновенному *Xanthium strumarium*. Новопокровский только в одной работе (1936 : 148) упоминает о его нахождении на неувлажненном высоком месте близ кургана (разрядка наша, — *Ф. Л.*). У Горбачева, Малеровой и Сазановой (1941) сведения о нем отсутствуют. В. Ф. Шубин и В. А. Шарова (1958) трактуют о его массовом распространении в 1954 г. в пойме Дона, подвергшейся затоплению Цимлянским водохранилищем и послужившей рассадником этого сорняка за его пределами.

В статье Шубиной (1958), посвященной сорной растительности целинных и залежных земель Поволжья и Заволжья, в Волгоградской области *X. strumarium* в числе сорняков не значится.

Согласно «Флоре СССР» (1959) и данным Е. К. Дугуян (1960), к широко распространенным в европейской части СССР относятся три вида: *Xanthium strumarium*, *X. californicum*, *X. spinosum*. Два первые вида габитуально и экологически очень сходны, и при отсутствии соплодий их трудно различать. Первый — среднеевропейский, второй — заносный вид из Америки. По данным Дугуян, в Ростовской и смежных областях он появился только с 1939 г. Оба вида характеризуются широкой экологической амплитудой. Мы наблюдали первый на плакорах [1] — на полях пшеницы, кукурузы, а также вдоль берегов Дона и Цимлянского водохранилища и его заливов, вдоль Волго-Донского канала и вдоль сухих оро-

[1] В прикаспийской полупустыне на междуречьи Волги-Урала дурнишник обыкновенный связан с условиями достаточного увлажнения. Здесь он встречается близ колодцев, вдоль озерков, в тальвегах ручьев и протоков (Левина, 1957).

сительных каналов. Согласно Дугуян, в настоящее время на полях дурнишник калифорнийский вытесняет собой дурнишник обыкновенный. Поскольку в полевой обстановке мы эти виды не различали, приходится считать участвующими в засорении полей оба вида.

В. Н. Карпенко (1960) также трактует о дурнишниках обыкновенном и калифорнийском.

Шубин и Шарова (1958), в связи с отсутствием в литературе в годы их исследований соответствующих данных, указывают только на дурнишник обыкновенный. По-видимому, в пойме Нижнего Дона в 1953—1954 гг. массово произрастали оба вида.

В растительности бурьянистых залежей участвует ряд двулетников: донники (преобладает *Melilotus officinalis*), василек *Centaurea diffusa*, резак *Falcaria rivini*, латук *Lactuca seriola*, одно-двулетник, полынь веничная *Artemisia scoparia* и др. Большинство из них скот не поедает.

На Приволжской опесчаненной гряде в районе с. Луговая Пролейка, тянущейся вдоль берега Волгоградского водохранилища, наше особое внимание привлекла придорожная залежь из группировок пустынного однолетника-евксерофита — кумарчика *Agriophyllum arenarium* с участием щирицы белой и молочая Сегюйера *Euphorbia seguieriana*.

2. Корневищная стадия 2—6-летней давности

Эту стадию молодых залежей характеризуют как сообщества остреца *Agropyron ramosum*, так и пырея ползучего *A. repens*. Нам представилась возможность наблюдать отдельные моменты формирования острецовых травостоев. На бурьянистых залежах второго года среди группировок щирицы белой наблюдались частые куртины остреца. На двух-трехлетних залежах, в оконтурившихся группировках остреца отмечены полынок, тысячелистник благородный *Achillea nobilis*, донник лекарственный *Melilotus officinalis*, однолетник дескурайния Софии, гулявник Лёзеля *Sisymbrium loeselii*, костры *Bromus tectorum* и *B. squarrosus*.

Острецовые залежи в полупустыне связаны большей частью с светло-каштановыми почвами. Характерны полынково-острецовые и белощирицево-острецовые ассоциации. Вторая из них обычна для придорожно-залежных местообитаний. Хорошо стравливаемые скотом травостои остреца и пырея ползучего связаны большей частью с потяжинами и почвами типа намытых (Семенова, неопубликованные данные, 1958 г.).

3. Корнеотпрысковая стадия 2—6-летней давности

Ее характеризуют ассоциации корнеотпрыскового полукустарничка — полынка *Artemisia austriaca*. В господствующей синузии полукустарничков, кроме полынка, участвуют ромашник, полынь Лерха, полынь таврическая, чабрец Маршалла. Из злаков обычны острец, типчак, тонконог; многолетнее разнотравье представлено синеголовником *Eryngium campestre*, люцерной румынской *Medicago romanica*, некоторыми другими видами. В числе малолетников обычны василек раскидистый *Centaurea diffusa*, полынь веничная *Artemisia scoparia*, живокость метельчатая *Delphinium paniculatum*, лебеда татарская, гречишка и др.

Следующие ассоциации являются более распространенными: костровополынковая, острецово-полынковая, типчаково-полынковая, белополынно-полынковая, таврикополынно-полынковая и ромашниково-полынковая. Их общее проективное покрытие достигает 50—60%.

Ассоциации остреца и полынка, как и на Ергенях (Левина, 1953), часто формируются на залежных участках одновременно.

В эту же корнеотпрысковую стадию мы включаем и реже встречающиеся сообщества корнеотпрысковых бодяков *Cirsium setosum* и *C. incanum*.

4. Полукустарничковая (рыхлокустовая) полынная стадия 10—30-летней и большей давности

А. Белополынники и таврикополынники. Эти сообщества являются старозалежными. Преобладают белополынники. В ряде местностей они тесно контактируют с таврикополынными сообществами, а также с сообществами, образуемыми уже отмечавшимися видами, сходными с полынями Лерха (белой) и таврической.

Ранее считалось, что в западной части Ростовской области полынь таврическая отсутствует (см. Левина, 1952). Согласно новым данным за 1961 г. (Левина, 1963), полынь таврическая, как и ее переходные формы, распространена на обследованной территории. Таким образом, ареал полыни таврической простирается на северо-восток в полупустыню — в районы Ростовской области и Прикаспийского Заволжья, хотя ранее считалось, что там ее нет.

Рассматриваемые полынники связаны, как нам кажется, главным образом с каштановыми и светлокаштановыми солонцеватыми почвами.[1] Их разрастание на залежах обеспечивается свойственной им корнеотпрысковостью (Левина, 1953; Беспалова, 1956, 1960).

В сообществах этих полыней, в синузию полукустарничков, кроме эдификаторов (полыней Лерха и таврической и переходных между ними форм) входят прутняк, полынок, чабрец Маршалла. На легких разновидностях указанных почв характерными их индикаторами являются кустарничек, евксерофит — кузьмичева трава *Ephedra distachya*, ксерофильные однолетники — тимелея *Thymelaea passerina*, сухоцвет *Xeranthemum annuum*, костры — *Bromus tectorum*, *B. squarrosus* и полынь венчная *Artemisia scoparia*. Синузия дерновинных злаков из типчака, тонконога, ковылка, реже тырсы играет в сообществах подчиненную роль; характерно участие остреца, разнотравье небогатое.

Широко распространены полынково-белополынные, полынково-таврикополынные, кострово-белополынные и кострово-таврикополынные ассоциации. Проективное покрытие в них достигает 45—55%.

На участках старозалежных белополынников и таврикополынников, подвергнувшихся сильному стравливанию, обильны в основном летние сорняки — *Lapula patula*, *L. semiglabra*, *Ceratocarpus arenarius*, *Herniaria polygama* и некоторые другие.

Смежно с рассматриваемыми полынниками, на более легких разновидностях упомянутых почв, на придорожных залежах, встречаются полынники из сообществ полыни Маршалла с полынком и уже упомянутыми однолетними сорняками.

Кроме старозалежных бело- и таврикополынников, хотя и реже, встречаются белополынники, развитие которых в основном обусловливается явлениями пасквальной дигрессии. Нам не довелось их наблюдать, однако их отмечает Клеткина (1958 г.).

Б. Старозалежные чернополынники. Они занимают бóльшие площади в Волгоградской области, нежели в Ростовской, в ее несколько менее аридной полупустыне. Чернополынники связаны с осолоделыми деградированными мелкими солонцами. На левом берегу Цимлянского водохранилища они встречаются, начиная от сел Майорова, Захарова, Сафронова и далее в направлении к Волгоградскому водохранилищу, а также от с. Цимлянского к юго-востоку — к с. Котельникову. Небольшими участками они попадаются на придорожных залежах, на более выровненных верхне-средних частях склонов, а также непосредственно вдоль обрывистых берегов обоих водохранилищ.

В состав полукустарничковых синузий, кроме эдификатора, — полыни черной, входят прутняк, реже ромашник, камфоросма, единичные

[1] По данным Клеткиной (1958 г.), белополынники произрастают также на темно-каштановых почвах и на глубокостолбчатых солонцах.

полынь Лерха и формы промежуточные между нею и полынью таврической. Участие последних нам показалось весьма примечательным. О наличии эфемероидов свидетельствовали сухие остатки тюльпанов Шренка *Tulipa schrenkii*, двуцветкового *T. bulbifera* и мятлика луковичного, на присутствие эфемеров указывали остатки рогоглавника *Ceratocephalus falcatus* и перечника пронзеннолистного; нами встречены также сухие остатки летне-осенних однолетников: эхинопсилона очитковидного, лебеды татарской, гречишки и др. На солонцах более легкого механического состава встречается тимелея *Thymelaea passerina*.

Наиболее обычными являются залежные ассоциации — мятликово-чернополынная и эхинопсилоново-чернополынная, наблюдавшиеся нами и в полупустыне Северного Прикаспия. Общее проективное покрытие ассоциации чернополынника не превышает 35—40%.

Здесь уместно остановиться также на вторичных чернополынниках, формирующихся под влиянием сильного скотобоя. Речь идет о белополынниках и таврикополынниках, на которых в результате чрезмерного стравливания, а тем самым длительного вытаптывания, обнажается уплотненный солонцеватый горизонт их каштановых и светлокаштановых почв. То есть речь идет об их трансформации в почвы, в какой-то степени сходные с мелкими и корковыми солонцами, заселяющимися сообществами полыни черной. Как известно, впервые в литературе эти явления были описаны Г. Н. Высоцким (1915), наблюдавшим их в полупустыне на Ергенях.

Залежность кратко освещенных здесь полынников подтверждается зачастую наличием уцелевших борозд распашки и прямоугольными очертаниями этих участков.

Уместно здесь также упомянуть о двучленных белополынно-чернополынных и чернополынно-белополынных нанокомплексах на залежах, какие встречаются на средне-нижних частях пологих склонов балок в окрестностях сел Красноярское, Шебалиновское, Приморск и др. (т. е. вдоль берегов обоих водохранилищ). В белополынно-чернополынных нанокомплексах на фоне сообществ полыни черной на мелких солонцах в нанозападинах с каштановыми либо светлокаштановыми солонцеватыми почвами выделяются сообщества полыни Лерха (белой) либо полыни таврической. В чернополынно-белополынных нанокомплексах на фоне этих сообществ в нанозападинах с каштановыми сильно солонцеватыми почвами либо мелкими солонцами обитают ценозы полыни черной.

Там, где нет пастбищных, в частности старозалежных угодий, представленных полынниками, присельские выгоны почти, как правило, превращены в самые злостные сбои. В их растительном покрове господствуют непоедаемые скотом дурнишники, блошница обыкновенная *Pulicaria vulgaris* и др. Вполне уместно в этой связи отметить, что только в двух-трех местах на обследованной территории мы видели очень небольшие участки посевов ценных кормовых трав — синей люцерны и сорго.

Нельзя не отметить и то, что, несмотря на сильную засоренность посевов кукурузы и подсолнечника (с обилием «soc.»), нам нигде не довелось наблюдать мероприятий по борьбе с сорняками — щирицей белой, щирицей жминдовидной и дурнишниками обыкновенным и калифорнийским. Богатой репродукцией их семян, как и многих других сорняков, обусловливается и последующее засорение этих же полевых площадей.

Зарастание отвалов и растительность побережий Цимлянского водохранилища

Приводим краткое описание, сделанное в окрестностях с. Кривского (к востоку от него в 2—3 км). Непосредственно в полосе подтопления, вдоль высоких, крутых обрывистых склонов «материка», громоздятся свежие отвалы зачастую совсем голого грунта, без растений. Их пере-

межают отвалы, уже частично закрепленные сорняками. Близ уреза воды, за полосой (5—10 м шириной) формирующегося песчанистого, местами песчанисто-каменистого пляжа, у подножия отвалов, простирается узкой прерывистой полосой (1—2.5 м) заросль; она образуется дурнишниками — обыкновенным, либо калифорнийским с участием куртин тростника *Phragmites communis*, донника лекарственного, единичных растений курая русского и петросимонии *Petrosimonia triandra*. Выше над урезом воды (на 1.5—2.5 м) прерывистую полосу (до 0.5—1.5 м шириной) образуют корнеотпрысково-разрастающиеся мульгедий татарский *Mulgedium tataricum* с осотом полевым *Sonchus arvensis* при участии тех же дурнишников и донника лекарственного. Здесь же, в устьях молодых овражков господствуют заросли то корневищного вейника наземного *Calamagrostis epigeios*, то мульгедия татарского. На нижних пологих частях их склонов местами изобилуют заросли корневищного хвоща *Equisetum ramosissimum* с пятнами ластовника *Cynanchum acutum*, выше на обрывистых склонах обращают на себя внимание крупные куртины чабреца *Thymus* sp. Расширяющиеся части устьев оврагов заселены зарослями тростника, перемежаемого пятнами ивняка из *Salix viminalis*, *S. pentandra*, и др., обрамленными то осочником из *Carex melanostachya*, то пырейником из пырея ползучего с участием того же хвоща и мелколепестника канадского *Erigeron canadensis*.

К северу от с. Сафронова, на низком берегу одного из заливов Цимлянского водохранилища, вдоль узкой полосы пляжа (1—2 м шир.), на «прибойной» полосе господствует тот же мульгедий татарский с единичными куртинами ситника Жерара *Juncus gerardii* и пятнами горца шероховатого *Polygonum scabrum*. На этом фоне отчетливо выделялись единичные кустарники евгалофита тамариска *Tamarix ramosissima* до 60 см выс. Вместе с ситником ими подчеркивается засоленность субстрата.

На низком берегу заливчика Цимлянского водохранилища близ с. Терновой вдоль уреза воды (в полосе подтопления) выделялся пояс (до 1 м шир.) из зарослей дурнишников. Над ним простирался такой же узкий пояс мелколепестника канадского (до 1 м и более выс.) с участием горца шероховатого, девясила британского *Inula britannica*, единичных особей полыни веничной, василька раскидистого и тысячелистника благородного.

Выше по склону к этому поясу примыкает полоска полынковой залежи с участием в ее группировках костра кровельного, донника лекарственного и единичной полыни белой. Еще выше по склону простирается старозалежный белополынник Artemisieta lercheanae.

Как видно, зарастающие отвалы у обрывистых берегов и растительность низкого берега Цимлянского водохранилища связаны между собой значительной общностью флористического состава. Привлекает внимание мелколепестник канадский, произрастающий в условиях достаточного и избыточного увлажнения.

Зарастание откосов колхозных оросительных каналов, оставшихся к лету 1961 г. без воды

В окрестностях с. Б. Чигонаки простирается длинный (до 2 км и более) сухой канал. На его крутых откосах из супесчаного грунта господствовали заросли сорняков. Верхние части поросли щирицей белой (сор.), латуком *Lactuca serriola* (сор.), молочаем *Euphorbia virgata* ($sp._2$) сухим донником лекарственным (сор.), полынью веничной ($sp._1$), мелколепестником канадским ($sp._2$), дурнишником обыкновенным ($sp._2$) и др. На других участках канала верхушки откосов покрывали сухие заросли того же донника (сор.), живокости метельчатой ($sp._2$) и мульгедия татарского ($sp._2$). Средние и нижние части откосов поросли то щирицей белой (сор.). в сообществе с мульгедием татарским ($sp._2$) и единичным татарником

Onopordum acanthium, то вьюнком *Convolvulus arvensis* (sp.$_3$) в сообществе с щетинником зеленым *Setaria viridis* (cop.). Узкие их днища (1.5—2 м шир.) зачастую покрывали густые заросли усыхающего острeца, местами «шарами» перекати-поля василька раскидистого.

В окрестностях с. Новый Аксай верхние части откосов каналов, также сложенные супесчаным грунтом, поросли щирицей белой, полынью веничной, васильком раскидистым (у всех обилие — sp.$_2$, sp.$_3$, cop.). На нижних их частях и по днищу преобладали заросли мульгедия татарского (sp.$_3$), осота *Cirsium setosum* (sp.$_1$) и остреца (cop.) с участием донника лекарственного и других растений из числа уже упомянутых летних однолетников.

Забурьяненность колхозных полезащитных лесополос [1]

Лишь изредка доводилось наблюдать на полях хорошо спланированную сеть лесополос. Из-за плохого ухода в ряде случаев многорядные полосы превратились в однорядные из лоха или акации белой. Наиболее жизнестойким в этих насаждениях оказался вяз мелколистный. И в жаркую пору, в конце июля, он выделялся своими густооблиственными зелеными кронами. И, наоборот, весьма слабожизнестойким является клен ясенелистый *Acer negundo*. С июня его листья желтеют и опадают. Хорошо себя чувствуют в лесополосах дуб, ясень зеленый, гледичия, акация белая, хуже — клен татарский, абрикос. Хорошая жизнестойкость свойственна кустарникам — скумпии, жимолости татарской, аморфе и некоторым другим.

Как правило, лесополосы на полях сильно забурьянены зарослями неоднократно уже названных сорняков: щириц — белой, жминдовидной (хотя и реже) и запрокинутой; дурнишников — обыкновенного и, надо полагать, калифорнийского, курая русского, василька раскидистого и др. Зачастую по их краям точно изгородь образуют донники — лекарственный и волжский *Melilotus wolgicus*, живокость метельчатая, дескурайния, гулявник Лёзеля *Sisymbrium loeselii* и многие другие виды. Следует указать на небольшое распространение злостного сорняка — горчака *Acroptilon picris*.

В основном состав сорняков в полевых лесополосах мало отличается от обитающих на полях и на бурьянистых залежах.

Заболачивание каналов Волго-Донской системы

Наше внимание привлекла заболоченность плёсов боковых, а местами и магистрального каналов у шлюзов: №№ 5, 6, 8, 9 и 10. Плёс канала у шлюза № 5 заметно заболочен тростником. К его зарослям у берегов примыкает узкая полоса (3—5 м шир.) лугового травостоя из полевицы белой *Agrostis alba* (cop.$_2$), ситника темноцветного *Juncus atratus* (sp.$_2$), клевера земляниковидного *Trifolium fragiferum* (sp.$_{1-2}$), горца шероховатого (cop.$_1$), зюзника европейского *Lycopus europaeus* (sp.$_1$), лядвенца рогатого *Lotus corniculatus* (sol.), череды трехраздельной *Bidens tripartitus* (sp.$_2$). Проективное покрытие — до 35%. Почва — луговая илистая.

У шлюза № 6 в центральной части плёса, темнея, выделяются островки частухи *Alisma lanceolatum*, ближе к берегу их количество увеличивается, и к ним добавляются куртины камыша *Scirpus tabernaemontanii* и рогозов *Typha laxmannii* и *T. angustifolia*, образующих прибрежные густые заросли. Откосы плотины поросли полынью солончаковой *Artemisia monogyna* (sp.$_1$) и прутняком *Kochia prostrata* (sol.) на основном фоне, образуемом зарослями лебеды татарской (cop.$_3$) с участием курая русского (sol.).

[1] Наши материалы весьма недостаточны.

Между шлюзами № 8 и № 9 берега канала вымощены камнем, вследствие этого плёс везде почти чистый, лишь ближе к берегу появляются куртинки частухи ланцетной. На ступенчато расположенных откосах из супесчаного грунта обильны полынь веничная ($sp._{2-3}$), донник лекарственный ($sp._3$—$cop._1$), выделяются куртины полыни белой. На откосах из краснобурого выветрившегося суглинка наверху местами преобладают заросли остреца с участием полукустарничков полынка и полыни белой. Ниже господствуют заросли сухих ветвистых стеблей донников во главе с лекарственным, латука и мульгедия татарского. Местами обильна полусохшая лебеда татарская с участием петросимонии супротивнолистной *Petrosimonia oppositifolia* и перечника пронзеннолистного.

Между шлюзами № 9 и 10 магистральный канал также облицован камнем, плёс чистый. По обе стороны канала простираются поля пшеницы (с пожнивными остатками) и кукурузы. Последняя и здесь не везде достигает 2 м выс. Боковые узкие каналы, отходящие к северу от магистрального, местами заболочены, и плёс в них уже отсутствует. Вдоль их берегов простираются заросли рогозов Лаксмана и узколистного. На открытой водной поверхности, кроме рогоза и камыша Табернемонтана, толща воды сплошь заполнена огромной растительной массой, образуемой гидрофитами. Здесь произрастают водоросли *Cladophora* sp., *Chara* sp. и цветковые: однолетник наяда морская *Najas marina*, корневищные многолетники — рдесты (*Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus* и др.).

Согласно данным Ю. Л. Бялловича (1953), на смачиваемых частях откосов желателен защитный травостой из многолетних, вегетативно разрастающихся злаков, образующих прочную дернину (тростник и др.). Что касается видов рогоза и камышей, в частности озерного, то он считает эти растения с короткой корневищной системой менее подходящими для скрепления откосов. Малопригодными для этой цели считаются и сорняки сельскохозяйственных культур, столь широко распространенные на откосах системы Волго-Донского канала.

Изложенные материалы маршрутных обследований позволяют сделать некоторые выводы общего характера.

1. Районам полупустыни вдоль Цимлянского и Волгоградского (Приволжская опесчаненная гряда) водохранилищ свойственны некоторые региональные особенности. Наличие солонцеватых светлокаштановых, собственно каштановых и частично темнокаштановых (вдоль Цимлянского водохранилища) почв и тесное с ними контактирование заселяющих их сообществ полыней — Лерха (белой), таврической, форм переходных между ними и ромашника *Pyrethrum achilleifolium* с синузиями злаков — остреца, житняка, тырсика и других, присутствие солонцов с остепненными ценозами полыни черной дает основания относить эти районы к типу полупустынь Северного Прикаспия, а именно, к их северной подзоне (Левина, 1959).

С другой стороны, полупустыни, простирающиеся вдоль указанных водохранилищ, с известной оговоркой можно сближать и с наиболее западными, наименее аридными в нашей стране полупустынями Присивашья с его интенсивно остепненными таврикополынниками на темнокаштановых солонцеватых почвах. Данный регион не представляет собой настоящей полупустыни как на Ергенях и Прикаспийской низменности. В пределах Присивашья не достигли зональной значимости светлокаштановые солонцеватые почвы и связанные с ними цустынного типа белополынник Artemisieta lercheanae и ромашничник Pyrethreta achilleifoliae с участием в их сообществах ксерофитных злаков — житняка *Agropyron desertorum*, ковыля-тырсика *Stipa sareptana* и др.

Однако присутствие везде таврикополынника Artemisieta tauricae на разновидностях каштановых почв служит связующим звеном между упомянутыми регионами, начиная от Присивашья и кончая окраинным западным Заволжьем.

2. В соответствии с господством на обследованной территории вдоль Цимлянского и Волгоградского водохранилищ распашек значительную роль приобретают сорные растения. Большой удельный вес приходится на долю заносных (американских) летне-осенних сорняков-однолетников. К ним относятся щирицы: *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *A. retroflexus*, дурнишник *Xanthium californicum*, мелколепестник *Erigeron canadensis* и др. Первые четыре засоряют посевы кукурузы, подсолнечника и других культур.

Обращает на себя внимание заметная общность и однообразие флористического состава сорняков на полях, бурьянистых залежах, в лесополосах, на откосах каналов и отвалах у берегов водохранилищ. Данное явление в известной степени обусловливается значительным распространением грунтов и почв легкого механического состава. Может быть это объясняется и небольшим набором основных посевных культур.

3. Воздействие водохранилищ на растительность в полосе подпора. Оно выявилось в хорошей жизненности полукустарничковых полынников, особенно сообществ чернополынника. Особи полыней Лерха, таврической, форм переходных между ними и особенно полыни черной (35—45 см выс.) выделяются обилием облиственных вегетативных и генеративных побегов. Полынь черная характеризовалась обычно не свойственной ей в жаркую летнюю пору яркой зеленью побегов.

Что касается почвенного покрова, то в полосе подтопления под сообществами полыни черной наблюдалась сильная деградация мелких солонцов.

Каких-либо смен типа сукцессий в природном и залежном растительном покрове нам наблюдать не довелось. Это объясняется еще коротким существованием самих водохранилищ. С помощью длительных, особенно круглогодичных наблюдений в настоящее время могут быть выявлены, надо полагать, только отдельные характерные моменты смен подобного типа.

Широкое распространение мезофильных сорняков, особенно дурнишников обыкновенного и калифорнийского в посевах кукурузы, подсолнечника и других культур, представляет отрицательное явление. Распространению их на высоких элементах макрорельефа явно благоприятствуют прямо (у берегов) и косвенно воздействующие «морские бризы» обоих бассейнов при отсутствии активной борьбы с этими и другими сорняками.

Несомненно, конечно, и положительное влияние водохранилищ на произрастающие культуры, обеспеченные в должной степени удобрениями и соответствующим комплексом специальных агромероприятий.

ЛИТЕРАТУРА

Авакян А. Б., В. А. Шарапов. (1960). О классификации водохранилищ гидроэлектростанций СССР. Изв. Всес. географ. общ., 92, 6. — Александрова В. Д. (1954). Краткий очерк растительности вдоль Дона от Воронежа до Ростова на-Дону. Тр. БИН СССР, сер. III, геобот., 9. — Баранова А. И. (1961). Овраги и балки района Цимлянского водохранилища. Тр. Лабор. аэрометодов, X. — Беспалова З. Г. (1956). К биологии размножения полыней *Artemisia salina* Keller (s. l.), *Artemisia taurica* Willd. и кермека *Limonium Meyeri* Ktze. в Ногайской степи. Бот. журн., 11. — Беспалова З. Г. (1960). К биологии полукустарничков — эдификаторов фитоценозов Ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана. Бот. журн., 10. — Бяллович Ю. Л. (1953). Залужение смачиваемой части внутренних откосов крупных каналов. Бот. журн., 1. — Вендров С. Л. (1961). Роль водохранилищ в преобразовании природы. Изв. АН СССР, сер. географ., 4. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикл. бот., 8, 10—11. — Горбачев Б. Н., В. А. Малерова и П. А. Сазанова. (1941). Уничтожим сорняки на полях. — Дугуян Е. К. (1960). О видах рода *Xanthium strumarium* L. флоры СССР. Тр. Ростовск. отд. Всес. бот. общ., 1. — Карпенко В. Н. (1960). Растительность лугов Нижнего Дона в районе Ростова. Тр. Ростовск. отд. Всес. бот. общ., 1. — Клюева В. А. (1957). Основные факторы развития и типы оползней на берегах Цимлянского водохранилища. Уч. зап. Ростовск. гос. унив., XVIII, 1, — Клюева В. А. (1959).

Наблюдения в 1953 году над оползневыми явлениями на берегах Цимлянского водохранилища. Уч. зап. Ростовск. на-Дону унив., XLIV, 8. — Левина Ф. Я. (1952). Полынь таврическая (*Artemisia taurica* Willd.) в пределах пустынно-степного юга и юго-востока европейской части СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. III, геобот., 8. — Левина Ф. Я. (1953). Растительный покров района лесной полосы Сталинград—Степной—Черкесск. Тр. Комплексн. научн. экспед. по вопросам полезащитн. лесоразвед. АН СССР, II, 7. — Левина Ф. Я. (1957). Эколого-биологический состав флоры луговых лиманов Северного Прикаспия. Тр. БИН АН СССР, сер. III, геобот., 9. — Левина Ф. Я. (1959). К вопросу о зональности и подразделении европейских полупустынь. Бот. журн., 8. — Левина Ф. Я. (1963). Новые данные к ареалу полыни таврической. Бот. журн., 3. — Левина Ф. Я. и Т. И. Исаченко. (1952). Зацелинение искусственных древесно-кустарниковых насаждений на Ергенях. Тр. БИН АН СССР, сер. III, геобот., 8. — Никитин С. А. (1954а). Растительность междуречий Кушума, Урала и Эмбы и ее кормовые ресурсы. В кн.: Вопросы улучш. кормов. базы в степн., полупустын. и пустын. зонах СССР. — Никитин С. А. (1954б). Растительность восточной части Прикаспийской низменности. Пустыни СССР и их освоение, II. — Новопокровский И. В. (1921). Растительность Донского края. (Ботанико-географический очерк). Из работ почвенной партии мелиорат. подотдела Донземотдела. — Новопокровский И. В. (1922). Естественно-исторические районы Юго-Востока России (Донская область, Северный Кавказ, Черноморская губерния). — Новопокровский И. В. (1929). Материалы к познанию растительности Приманычской степи. Тр. Сев.-Кавказск. ассоц. н.-и. инст. — Новопокровский И. В. (1936). Растительность учебно-опытного совхоза № 2 Зернотреста (Азово-Черноморского края). — Новопокровский И. В. (1940). Растительность. В кн.: Природа Ростовской области. — Новопокровский И. В., И. Г. Косенко. (1933). Районы сорной растительности Северо-Кавказского края. — Сорные растения СССР. (1934). II. Сем. *Amaranthaceae*, род Щирица (*Amaranthus*) : 146—154. — Флора СССР (1959). XXV. Сем. Сложноцветные (*Compositae*), род Дурнишник (*Xanthium*) : 521—530. — Шубин В. Ф. и В. А. Шарова. (1958). Влияние длительного затопления на дикую и культурную флору в районе Цимлянского водохранилища. Бот. журн., 12. — Шубина А. И. (1958). К вопросу о сорной растительности на целинных и залежных землях Сталинградской области. Бот. журн., 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

VEGETATION IN THE BELT OF «PROPPING» BY THE WATERS OF THE TZYMLIANSKAYA AND THE VOLGOGRAD RESERVOIRS

By F. J. Levina

SUMMARY

The article comprises the description of the vegetation of the semidesert in the belt of «propping» (width up to 10—13 km) by the waters of the Tzymlianskaya and the Volgograd Reservoirs. Among the dominating agricultural landscapes (fields of wheat, maize and sunflower) only small patches of natural vegetation are preserved on the upper verges the slopes of ravines and along the shores of reservoirs. Substeppic communities of wormwoods (*Artemisia pauciflora*, *A. lercheana*, *A. taurica*) and pyrethrum (*Pyrethrum achilleifolium*) are found on the solonets and dark-chestnut solonetsous soils. The influence of reservoirs was manifested in the good vigour of wormwoods (particularly *Artemisia pauciflora*), of grasses (*Agropyron desertorum*, *Stipa sareptana*) and of the shrub goat's wheat (*Atraphaxis frutescens*) with abundant generative shoots.

The characteristic phenomenon was the uniformity of the species composition of weeds in the fields, abandoned crop lands, shelter-belts, on the slopes of the canal-banks and on the dumps at the shores of reservoirs. The following species were dominant in all these habitats: *Mulgedium tataricum*, *Sonchus arvensis*, *Melilotus officinalis*, *M. wolgicus*, *Artemisia scoparia*, *Centaurea diffusa*, *Erigeron canadensis*, *Salsola ruthenica*, *Lactuca serriola*, *Amaranthus albus*, *Xanthium californicum* *X. strumarium* and some other species.

582.22 : 581.526.53 (471.631) : (631.4 : 581.9) : 001.2

С. В. Лысенко

ИЗУЧЕНИЕ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ В ПОЛУПУСТЫНЯХ ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ В СВЯЗИ С ПОЧВЕННО-ГЕОБОТАНИЧЕСКИМИ ИССЛЕДОВАНИЯМИ

С 2 рисунками

(Получено 7 VIII 1962)

Тема настоящей работы определилась у автора в 1956 г. в процессе почвенно-геоботанического обследования, проводившегося Волгоградской землеустроительной экспедицией Министерства сельского хозяйства РСФСР на так называемых «Черных землях» — зимних отгонных пастбищах Калмыцкой автономной республики, используемых также колхозами соседних краев и областей.

В первые же дни полевых работ, наблюдая за распространением некоторых грибов — гастеромицетов и лишайников, нам удалось установить, что не только у высших, но и у низших растений в условиях Западного Прикаспия наблюдаются определенные закономерности территориального размещения отдельных видов в зависимости от различных почвенных и других экологических факторов. В результате некоторые виды оказываются специфичными, приуроченными к строго определенным типам местообитаний. Возможность использования таких видов в качестве индикаторов природных условий изучаемых угодий побудила нас сделать экологию и распространение низших растений в полупустынях Западного Прикаспия предметом специального изучения.

Мы поставили перед собою следующие задачи: 1) изучить в пределах обследуемой территории (40 тыс. га) распространение ряда (20—25) видов низших растений; 2) выявить их участие в растительных сообществах; 3) выяснить наиболее существенные экологические особенности вышеуказанных видов; 4) составить для обследованной территории карту размещения низших растений в масштабе 1 : 25 000; 5) уточнить закономерности распространения некоторых видов низших растений в результате сопоставления вышеупомянутой карты с почвенно-геоботанической картой того же участка и такого же масштаба.

Материалы настоящего исследования собирались одною из комплексных групп экспедиции, куда автор входил в качестве геоботаника и М. М. Михайленко как почвовед. Нами была обследована территория общей площадью 40 тыс. га; кроме того, частично удалось использовать геоботанические материалы и консультации специалистов, работавших в других группах экспедиции, — на участках, смежных с нашим и расположенных, как и наш, на территории Калмыцкой автономной республики, в нескольких (от 5 до 50) километрах от поселка Утта (Путевое).

Описание синузий низших растений в различных растительных сообществах, изучение экологических особенностей отдельных видов и сбор образцов для последующего микроскопического анализа производились одновременно с полевым почвенно-геоботаническим обследованием непосредственно в тех же самых пунктах, где делались почвенные разрезы и описывались растительные сообщества. Плановой основой для геоботанической карты, а также для карты размещения низших растений послужили материалы аэрофотосъемки: контактная печать масштаба 1 : 17 000—1 : 25 000 и фотосхемы (фотопланы) масштаба 1 : 25 000.

Закономерности распространения макроскопических форм низших растений изучались непосредственно в полевых условиях; сама же карта размещения низших ра-

стений составлялась камерально, с учетом, как полевых наблюдений, так и данных лабораторной обработки. При картировании макроскопических объектов учитывались в основном экземпляры, прикрепленные к субстрату. Сильные ветры юго-восточного направления, свойственные данной местности, и потоки, образующиеся иногда после ливней, способны переносить плодовые тела некоторых гастеромицетов и лишайники с места на место. Случайно же занесенные экземпляры никак не свидетельствуют о том, что условия произрастания на новом месте для них благоприятны; поэтому при их учете необходимо соблюдать очень большую осторожность.

Для облегчения поставленной задачи мы изучали распространение пли макроскоппческих объектов (высшие грибы, лишайники) или только таких микроскопических, которые образовывали на поверхности почвы (или растений) хорошо заметные скопления, или же, обитая в верхнем горизонте почвы, хотя и не давали таких скоплений, но зато служили хорошим показателем тех или других экологических факторов (некоторые виды водорослей).

Бактериальный состав почвенного населения, актиномицеты и микроскопические почвенные грибы не изучались. Образцы почвы собирались из почвенных разрезов и затем высушивались для последующего микроскопического анализа. К моменту окончания настоящей работы анализу подверглись только образцы из горизонтов A_0 и А.

Количественная оценка обилия грибов, лишайников и макроскопических колоний водорослей производилась в природных условиях по шкале Друде. Количественный учет почвенных водорослей, визуально не обнаруживаемых, проводился методом прямого счета клеток навески почвы, а степень развития их вегетативной массы определялась субъективно по пятибалльной шкале (очень сильное, сильное, среднее, слабое, очень слабое развитие).

Как уже указывалось, обследованный нами участок расположен на территории «Черных земель», т. е. в западной части Прикаспийской низменности.

«Черные земли» представляют собой равнину, всего 10—12 тысяч лет назад освободившуюся от каспийских морских вод, лежащую ниже уровня Мирового океана и имеющую резко континентальный климат. Обследованный нами участок по существующему геоморфологическому районированию «Черных земель» (Николаев, 1956) относится к району плоских или очень слабо волнистых равнин, особенно хорошо сохранившему признаки морского происхождения; этот район расположен в северо-западном углу и частично в центре территории «Черных земель».

Вышеуказанному геоморфологическому району свойственно преобладание пустынных фитоценозов и полупустынных комплексов на почвах преимущественно тяжелого механического состава.

На Геоботанической карте СССР (1956) этот район отнесен к группе прикаспийско-казахстанских злаково-полынных пустынь в сочетании с дерновинно-злаковыми степями, полынными и солянковыми пустынями.

Еще в процессе предварительного (камерального) изучения топографических планов и фотосхем крупного масштаба обнаруживается весьма существенная особенность обследованной нами территории: на расстоянии 3—5 км друг от друга и более, в направлении с северо-запада на юго-восток тянутся цепочки такыров, большей частью вытянутых своими очертаниями по одной общей линии. В промежутках между цепочками такыров, параллельно им, располагаются относительно широкие полосы плакорных пространств.

При детальном полевом обследовании той же территории нами был выявлен и ряд других закономерностей, в частности, довольно отчетливо были разграничены ступени перехода участков различной природы от такыра к центру, или средней линии, плакорной полосы. В направлении от центра плакорного пространства к следующей цепочке такыров повторяются в основном почти те же самые ступени перехода, но располагаются они в обратном порядке (рис. 1).

При движении в направлении строго перпендикулярном цепочкам такыров мы большей частью имеем дело с неполным рядом ступеней перехода. Однако, как это видно из схемы, последовательность их расположения почти всюду сохраняется.

Что же представляют собой в природном отношении выявленные нами ступени перехода? Придерживаясь теории морского происхождения такыров Прикаспия (Миддендорф, 1882; Мушкетов, 1886; Герасимов, 1939, и др.), а также принимая во внимание общую направленность почвообразовательных процессов Прикаспийской низменности — рассоление большей части ее почв (Прасолов и Герасимов, 1939; Ковда, 1950, и др.), мы считаем, что все выявленные нами ступени перехода от такыра к средней линии плакорного участка являются различными последовательными стадиями солонцового и степного процессов. На начальной стадии почво-

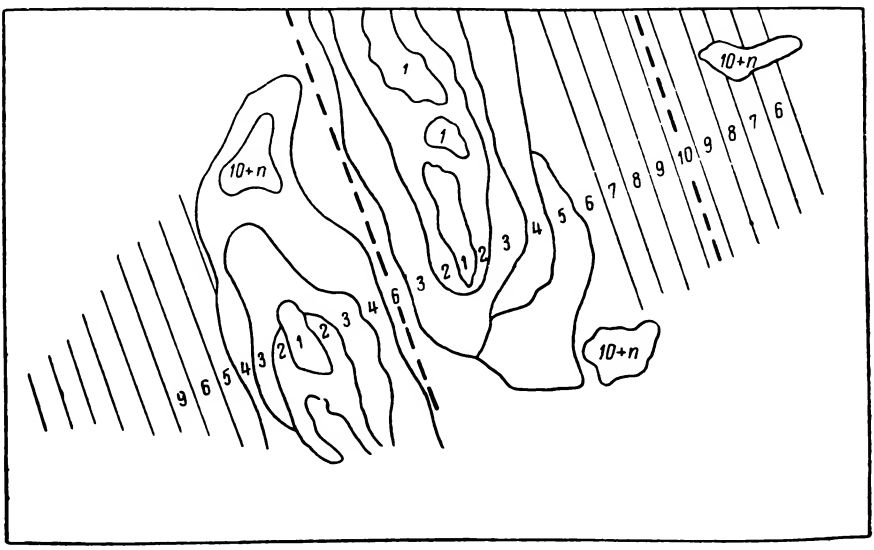


Рис. 1. Схема расположения ступеней перехода между такыром и средней линией плакорного участка.

Контуры с порядковым номером 1 соответствуют такырам; *пунктиром* показаны средние линии плакорных участков; ступени перехода между такыром и средней линией плакорного участка обозначены *рядом следующих по порядку цифр*. С возрастанием порядкового номера увеличивается степень рассоления почв и усиливается остепненность ассоциаций; *контуры с обозначением «10+п»* соответствуют понижениям просадочного характера.

образования находятся такыры, т. е. территории, позднее других вышедшие на дневную поверхность и являющиеся первой стадией солонцеобразования (в результате начинающегося выщелачивания остаточных солончаков). Наиболее позднюю стадию в данном ряду представляют собой, очевидно, бурые почвы и комплексы с их преобладанием, являющиеся в то же время последними стадиями степного процесса в условиях полупустыни. Все прочие стадии настоящего ряда займут свои места в соответствии со степенью рассоления и остепнения соответствующих почв.

Таким образом, на обследованном участке «Черных земель», по нашим данным, местообитания высшей и низшей растительности образуют в соответствии с их размещением по элементам рельефа, следующий основной экологический ряд: а) наиболее пониженные участки заняты такырами, лишенными высшей растительности; б) несколько более повышенные места тех же низинных участков соответствуют зарастающим такырам, занятым слабо сформировавшимися растительными группировками, главным образом галофильного характера; в) следующая высотная ступень — чернополынная и солянково-чернополынная пустыни на корковых солончаковатых солонцах вокруг такыров; г) еще выше, выходя иногда и на плакорные участки, располагаются комплексы чернополынных, белополынных, прутняковых и других ассоциаций пустынного типа на кор-

ковых, средних и глубоких солонцах; д) на плакорных (или мезоплакорных) пространствах размещаются полупустынные комплексы с преобладанием компонентов остепненной пустыни (например, житняково-белополынной) на глубоких солонцах и пустынной степи на бурых солонцеватых почвах (белополынно-типчаково-ковыльная и другие полынно-дерновиннозлаковые ассоциации); е) к наиболее повышенным элементам рельефа с бурыми слабо солонцеватыми почвами приурочены дерновиннозлаковая (преимущественно типчаково-ковыльная) степь и комплексы с ее подавляющим преобладанием.

Кроме понижений, занятых такырами, на обследованной территории имеются еще понижения просадочного характера, суффозионные (см. рис. 1, контуры «10+n»), к которым относятся степные блюдца, западины, лиманы и т. д.

Среди западин и лиманов такого рода можно проследить другой экологический ряд : а) наименее глубокие лиманы, занятые лугами недостаточного увлажнения, преимущественно житняковыми, на лугово-бурых почвах (ассоциации житняка ширококолосого); б) более глубокие лиманы с лугами среднего увлажнения, главным образом пырейными, на луговых более или менее осолоделых почвах; в) глубокие лиманы с лугами избыточного увлажнения на лугово-болотных почвах (пырейные и острецовые ассоциации с примесью болотных видов); г) сусаковые, водолюбовые, ситниковые и другие болота в самых глубоких понижениях.

Особую ветвь этого ряда составляют понижения со вторично засоленными почвами, занятые солянковыми группировками типа галофильной пустыни на солончаках, а также солончаковыми лугами.

Каждому из перечисленных выше местообитаний, по нашим наблюдениям, соответствуют определенные сочетания низших растений, представляющие собой синузии, а в местообитаниях, лишенных высшей растительности, — самостоятельные сообщества.

Такырам свойственна ассоциация синезеленых водорослей *Microcoleus vaginatus* и *Phromidium autumnale*, зарастающим такырам — синузия лишайника *Parmelia vagans*, черно-полынной пустыне на корковых солончаковатых солонцах — синузия лишайников *Parmelia vagans* и *Diploschistes scruposus*, нередко со значительным участием гастеромицетов *Globaria candida*. Остальным пустынным сообществам преимущественно на средних и глубоких солонцах свойственны синузии гастеромицетов *Bovista* sp., *B. plumbea*, *Tulostoma volvulatum* и *Phellorina inquinans*, и, наконец, степным сообществам с преобладанием дерновинных злаков соответствуют синузии шляпных грибов *Agaricus campestris* и лишайника *Diploschistes scruposus*. В понижениях с лугами недостаточного и среднего увлажнения появляются синезеленые водоросли *Scytonema ocellatum* и *Microcoleus vaginatus*, а в лиманах избыточного увлажнения и болотах преобладают зеленые нитчатые водоросли *Oedogonium* sp. и *Tribonema* sp. Понижениям со вторично засоленными почвами и галофильными группировками свойственны синузии синезеленой водоросли *Stratonstoc commune*.

Приуроченность наиболее важных форм низших растений (индикаторов и в ряде случаев эдификаторов) к различным растительным сообществам отражена в табл. 1.

Размещение низших растений обследованной территории показано на карте (рис. 2).

Границы распространения синузий низших растений совпадают, в общем, с границами распространения определенных групп ассоциаций высших растений, но не всегда это совпадение является полным. В некоторых случаях (главным образом на плакоре) низшие растения оказываются менее чувствительными к изменению условий существования, чем высшие. В этих случаях одна и та же синузия может встречаться в нескольких экологически близких группах ассоциаций высшей растительности, иногда даже в разных компонентах одного и того же комплекса.

ТАБЛИЦА 1

Распространение низших растений в различных растительных сообществах полупустынь Западного Прикаспия

Виды	Ассоциации											
	высшие растения отсутствуют (такыры)	пустынные, на зарастающих такырах (солянковые, петросимониевые и др.)	пустынные, на корковых солончаковатых солонцах вокруг такыров (чернополынные)	пустынные на корковых столбчатых солонцах (чернополынные, камфоросмовые и др.)	пустынные, на средних и глубоких солонцах (белополынные, прутняковые и др.)	остепненно-пустынные, на глубоких солонцах (белополынно-житняковые и прутняково-житняковые)	степные, на бурых и луговобурых почвах (ковыльные, житняковые, типчаковые и др.)	луговые, на луговобурых и луговых почвах (житняковые, пырейные и др.)	пустынные, на вторично засоленных почвах западин (солончаковополынные, петросимониевые)	луговые, на луговоболотных почвах (пырейные, остречевые и др.)	болотные, на пересыхающих болотах (сусаковые, ситниковые, водолюбовые и др.)
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	2, cop.										
Microcoleus vaginatus (Vauch.) Gom.	2, cop.						2, sol.	2, sp.	2, sol.	2, cop.	2, sp.
Stratonostoc commune (Vauch.) Elenkin		2, sol.	2, sol.	2, sol.							
Parmelia vagans Nyl.		3, cop.	3, cop.	3, cop.	3, sol.				3, sp.		
P. ryssolea Nyl.			3, sol.	3, sol.	3, sol.				3, sol.		
Diploschistes scruposus (Schreß.) Norm.		3, sol.	3, cop.	3, sol.	3, sol.	3, sol.	3, sp.	3, sol.	3, sol.		
Globaria candida Hollos.			4, sp.	4, sol.							
Bovista sp.				4, sp.	4, sol.	4, sol.					
B. plumbea Pers.				4, sp.	4, sp.	4, sol.					
Tulostoma volvulatum Borsch.					4, sp.						
Phellorina inquinans Berk.						4, sp.	4, sol.				
Agaricus campestris (Fr.) Quel.						4, sp.	4, cop.				
Scytonema ocellatum Lyngß.								2, cop.		2, sp.	
Oedogonium sp.										1, cop.	1, sol.
Tribonema sp.										1, cop.	1, cop.

Примечание. *1* — зеленые водоросли, *2* — синезеленые водоросли, *3* — лишайники, *4* — высшие грибы.

В других случаях — наоборот, низшие растения проявляют бо́льшую чувствительность, чем высшие, и могут быть использованы в качестве индикаторов природных условий.

Индикационные свойства низших растений на почвах солонцового ряда иллюстрирует табл. 2, в которой даны краткие характеристики почвенных разностей, состав высшей растительности и списки индикаторных видов низших растений, приуроченных к конкретным и в то же время типичным пунктам — «станциям».

Как показали наблюдения, пырейная группировка с лишайниковой синузией оказалась типичной для такыровидных, остаточно-солончако-

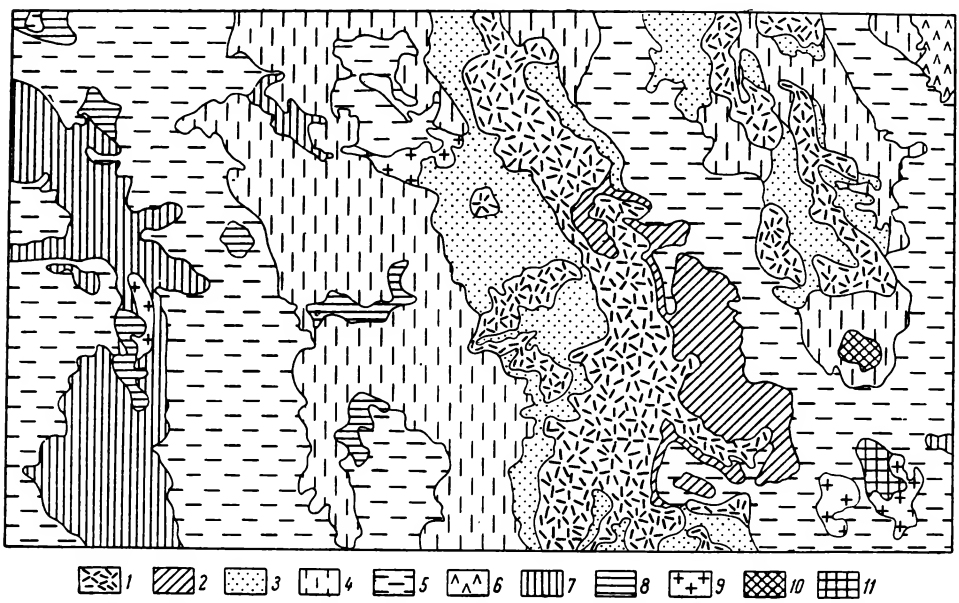


Рис. 2. Схематическая карта размещения низших растений в полупустынях Западного Прикаспия (М. : 2 : 200 000).

1 — ассоциация синезеленых водорослей *Phormidium autumnale* и *Microcoleus vaginatus* (на такырах); *2* — синузия лишайника *Parmelia vagans* (на зарастающих такырах); *3* — синузия лишайников *Parmelia vagans* и *Diploschistes scruposus*; *4* — синузия лишайника *Parmelia vagans* и гастеромицетов *Bovista plumbea* и *Bovista* sp.; *5* — синузия гастеромицета *Bovista plumbea*; *6* — синузия шампиньона *Agaricus campestris* и гастеромицета *Phellorina inquinans*; *7* — синузия шампиньона *Agaricus campestris*; 8 — синузия синезеленых водорослей *Scytonema ocellatum* и *Microcoleus vaginatus*; *9* — синузия синезеленой водоросли *Stratonostoc commune*; *10* — сочетание синузии водорослей «висячего войлока» (*Oedogonium* sp., *Microcoleus vaginatus* и др.) с синузией водорослей «бурого налета» (*Tribonema* sp. и др.); *11* — синузия зеленой водоросли *Tribonema* sp.

вых почв с признаками осолодения, а пырейная группировка с синузией синезеленых водорослей *Scytonema ocellatum* и *Microcoleus vaginatus* — для осолоделых почв западин суффозионного происхождения, т. е. для почв, уже прошедших стадии образования солонцового горизонта и его деградации.

Сопоставляя аналогичным образом петросимониевые группировки, видим, что и здесь низшие растения являются более надежными индикаторами почвенных условий, чем высшие. Петросимониевая группировка с синузией лишайника *Parmelia vagans* специфична для зарастающих такыров с первично засоленными почвами, а петросимониевая группировка с лишайниково-водорослевой синузией — для вторично засоляющихся солонцов суффозионных понижений, т. е. солонцов, находящихся в стадии реградации.

До сих пор сравнивались аналогичные группировки на различных почвенных разностях. Но возможно и обратное. На весьма сходных разностях такыровидных почв могут произрастать пырейные, острецовые, петро-

ТАБЛИЦА 2

Индикационное значение синузий низших растений для различных видов галогенных почв

Тип понижения	Зарастающий такыр			Понижение суффозионного происхождения		
Ассоциация	пырейная	степень развития вегетативной массы	обилие	пырейная со спорыньей	степень развития вегетативной массы	обилие
Высшие растения	*Agropyrum repens* (L.) P. B.	—	cop.$_3$	*Agropyrum repens* (L.) P. B., *Polygonum patulum* M. B., *Convolvulus arvensis* L.	— — —	cop.$_3$ cop.$_1$ sp.
Ведущие индикаторные виды низших растений	На почве: *Parmelia vagans* Nyl.	—	cop.$_1$	В почве: *Scytonema ocellatum Lyngβ.*	Сильная	—
	На почве: *Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norm.	—	sol.	*Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom.	»	—
	На почве: *Stratonostoc commune* (Vauch.) Elenkin	—	sol.	*Tolypothrix distorta* (Fl. Dan.) Kütz.	Очень слабая	—
	В почве: *Mastogloia* sp.	Средняя	—	*Scenedesmus obliquus* Kütz.	То же	—
Название почвенной разности	Такыровидная солончаковая, с признаками осолодения, тяжело суглинистая			Луговая осолоделая супесчаная		
Вскипание с HCl	Вскипает с поверхности			Не вскипает по всему профилю		
Мощность горизонта А	9 см			20 см		
Цвет горизонта А	Коричнево-серый			A_1 — серый A_2 — белесый		
Направленность и стадия почвообразовательного процесса	Рассоление (начальная стадия)			Осолодение (конечная стадия деградации солонца)		

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип понижения	Зарастающий такыр			Понижение суффозионного происхождения		
ассоциация	пырейная	степень развития вегетативной массы	обилие	пырейная со спорышом	степень развития вегетативной массы	обилие
Тип понижения	зарастающий такыр			Понижение суффозионного происхождения		
Ассоциация	петросимониевая	степень развития вегетативной массы	обилие	петросимониевая		обилие
Высшие растения	*Petrosimonia crassifolia* Bge.		cop.$_2$	*Petrosimonia crassifolia* Bge. *P. volvox* (Pall.) Bge.		cop.$_2$ cop.$_1$
Ведущие индикаторные виды низших растений	На почве: *Parmelia vagans* Nyl.	—	cop.$_1$	На почве: *Stratonostoe commune* (Vauch.) Elenkin.		cop.$_1$
	На почве: *Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norm.	—	sol.	На почве: *Parmelia vagans* Nyl.		sp.
	На почве: *Stratonostoc commune* (Vauch.) Elenkin.	—	sol.	На почве: *Par. ryssolea* Nyl.		sol.
	В почве: *Mastogloia* sp.	Средняя				
	В почве: *M. braunii* Grun.	Средняя				
Название почвенной разности	Такыровидная солончаковатая тяжело суглинистая			Солонец средний, глыбистый солончаковатый		
Вскипание почвы с HCl	Вскипает с поверхности			Вскипает с глубины 27 см		
Мощность горизонта А	9 см			11 см		
Цвет горизонта А	Серо-коричневый			Палево-бурый		
Направленность и стадия почвообразовательного процесса	Рассоление (начальная стадия)			Вторичное засоление (реградация солонца)		

симониевые, солянковые, а также другие ассоциации, резко отличающиеся по своему составу и зачастую не имеющие общих, специфичных для данного вида почвы, представителей высшей флоры. Показателем почвенных условий в данном случае является лишайник *Parmelia vagans*, встречающийся в составе различных ассоциаций, но образующий синузию преимущественно на зарастающих такырах, (см. табл. 1 и особенно табл. 2).

Предварительные данные анализа культур диатомовых водорослей, развившихся из образцов рассматриваемых почв, свидетельствуют о наличии в горизонте А по крайней мере двух специфичных видов — *Mastogloia braunii* и *Mastogloia* sp. Оба они в живом состоянии были обнаружены только в образцах, взятых из понижений первичного происхождения с остаточным засолением (преимущественно из лишайниковых и зарастающих высшей растительностью такыров).[1]

По данным М. А. Литвинова (1954), изучавшего микофлору почв Кизыл-Арватской равнины Туркменской ССР, различные стадии зарастания такыров характеризуются также весьма специфическим видовым составом микроскопических почвенных грибов, что связано как с физико-химическими особенностями такыров, так, по-видимому, и с особенностями видового состава почвенных водорослей.

Другой пример использования низших растений в качестве индикаторов условий местообитания дало изучение синузий водорослей «висячего войлока» и водорослей «бурого налета». На некоторых участках, занятых преимущественно пырейными и острецовыми ассоциациями, стебли растений несут на высоте 30—50 см от земли мощную плоскую пленку «висячего войлока», сплошной покров которого местами притеняет значительную часть площади соответствующих участков. Поверхность почвы тех же лугов нередко имеет, кроме того, налет водорослей бурого цвета.

Нами установлено, что пленки «висячего войлока» в основном образованы зеленой водорослью *Oedogonium* sp. и синезеленой водорослью *Microcoleus vaginatus*. В примеси здесь встречаются зеленые водоросли *Pediastrum boryanum* и *Scenedesmus obliquus*, а также синезеленая водоросль *Scytonema ocellatum*.

Основную массу «бурого налета», по нашим данным, образуют зеленые водоросли *Tribonema* sp. и *Oedogonium* sp. Здесь же имеется примесь зеленых водорослей *Scenedesmus obliquus*, *S. acuminatus*, *Pediastrum boryanum* и некоторых других видов.

Бурый цвет налета обусловливается, по-видимому, массовым развитием оогониев и изменением окраски хроматофоров у зеленых водорослей. Изменение окраски колоний водорослей, входящих в состав «бурого налета», от зеленой до бурой, наблюдалось нами как в природных условиях, так и в лабораторных (налет на стенках колбы).

Пленка «висячего войлока» достигает значительной высоты над поверхностью земли, с одной стороны, благодаря росту пырея и остреца, а с другой — в результате спада весенних вод, периодически и на довольно продолжительный срок затопляющих соответствующие участки. Водоросли «висячего войлока», как и водоросли «бурого налета», часто бывают почти единственными и во всяком случае наиболее бросающимися в глаза растениями, свидетельствующими о продолжительном затоплении участка (анализ высшей флоры на данных участках прямых указаний об их заболачивании не дает).

Для получения дополнительных доказательств и выяснения причин избирательной приуроченности отдельных видов почвенных водорослей к различным условиям местообитаний мы поставили эксперимент с продолжительным выращиванием в колбах смешанных культур. В задачу

[1] За исключением приведенных здесь сведений, вопрос о распространении диатомовых водорослей в почвах полупустынь в настоящей работе не затрагивается, поскольку изучение их только начато автором.

микробиологического исследования входило изучение динамики роста этих культур и определение (в условиях культуры) продолжительности инкубационного периода развития отдельных видов водорослей. В различных колбах выращивалась альгофлора образцов почвы из разных пунктов сбора. Образцы подбирались таким образом, чтобы каждый наиболее важный тип местообитания был представлен по меньшей мере тремя культурами или, соответственно, пунктами сбора. Образцы, относящиеся к каждому такому типу, могли быть собраны на весьма удаленных друг от друга участках, часто принадлежащих разобщенным между собой геоботаническим контурам; однако все они обязательно приурочивались к определенному элементу рельефа с совершенно аналогичными по химизму и морфологии почвенными разностями и соответствующей им экологической группой ассоциаций растений. Результаты опыта с культурами из образцов почв четырех типов местообитаний приводятся в табл. 3.

Для культур водорослей бралась стандартная жидкая среда, представляющая собою разбавленный раствор Кнопа, в разведении 1 : 4. В каждую колбу сверх того вносилась почвенная навеска (5 г), содержащая как исследуемую альгофлору, так и дополнительный питающий субстрат, специфичный для соответствующего местообитания.

Выращивание культур велось в колбах Виноградского, на рассеянном свету (на столе перед окном южной экспозиции, занавешенным легкой белой шторой) при 18—20°. Опыт был заложен в марте следующего после полевых сборов года и продолжался 3 месяца, в течение которых периодически (1 раз в декаду) из колб брались пробы стерильными пинцетами и пипеткой.

В условиях культуры субъективно, по пятибальной шкале, производился учет степени развития вегетативной массы водорослей (см. табл. 3).

В результате проведенного опыта выяснилось, что различным типам местообитаний соответствуют не только различные синузии или ассоциации низших растений с характерным для них набором видов, но также и определенные аспекты водорослей, динамика развития и смена которых специфична для каждого типа; чем продолжительнее период увлажнения какой-либо синузии в природных условиях, тем более поздние аспекты возникали у нее в условиях опыта, с преобладанием форм, имеющих относительно долгий инкубационный период.

Как видно из табл. 3, аспекты синезеленых водорослей появлялись в колбах с образцами, взятыми из суффозионных понижений, начиная с 8-й синузии и кончая синузией «висячего войлока» (10-а), а аспекты зеленых нитчатых водорослей возникали начиная с синузии 10-а и кончая 11-й синузией. Поскольку в условиях культуры аспекты синезеленых водорослей появляются раньше, чем аспекты зеленых нитчатых водорослей, естественно ожидать, что и в природе синузии, к которым они относятся, могут быть приурочены к условиям, где период увлажнения менее продолжительный. Изучение территориального размещения синузий (см. табл. 1) подтверждает эту закономерность. В естественных условиях синузии с аспектами синезеленых водорослей действительно находятся на участках с относительно менее продолжительным периодом увлажнения, а синузии с преобладанием аспектов зеленых нитчатых водорослей соответствуют участкам с более продолжительным периодом увлажнения. Это обусловлено, по-видимому, тем, что и в естественных условиях синезеленые водоросли имеют менее продолжительный инкубационный период, чем зеленые нитчатые.

Мы считаем, что в данном случае водоросли являются хорошими показателями продолжительности затопления участка, независимо от того, представляют ли они макроскопические образования (например, пленки на поверхности почвы и растений) или культуры развивавшиеся из образцов почв горизонта А.

ТАБЛИЦА 3

Динамика развития водорослей из различных местообитаний в колбах

Периоды развития культур	Синузии	Синузия 7	Синузия 8	Сочетание синузий 10		Синузия 11
				Синузия «висячего войлока» 10-а	Синузия «бурого налета» 10-б	
	Местообитания и их экология	степи дерновинно-злаковые	луга среднего и недостаточного увлажнения	луга избыточного увлажнения, заболачиваемые		болота
	1-й (1—15/III)		*Scenedesmus obliquus* o	*Pediastrum boryanum* + *Scenedesmus obliquus* o	*Pediastrum boryanum* + *Scenedesmus obliquus* o	*Pediastrum boryanum* + *Scenedesmus obliquus* o
	2-й (16—31 III)	*Pediastrum boryanum* ++ *Scenedesmus obliquus* ++	*Scenedesmus obliquus* +++ *Scytonema ocellatum* o *Microcoleus vaginatus* o	*Pediastrum boryanum* +++ *Scenedesmus obliquus* +++ *Microcoleus vaginatus* o	*Pediastrum boryanum* +++ *Scenedesmus obliquus* +++	*Pediastrum boryanum* ++ *Scenedesmus obliquus* ++
	3-й (1—30 IV)	*Pediastrum boryanum* ++ *Scenedesmus obliquus* ++ *Microcoleus vaginatus* +	*Scenedesmus obliquus* ++ *Microcoleus vaginatus* +++ *Scytonema ocellatum* +++ *Tolypothrix distorta* o	*Pediastrum boryanum* ++ *Scenedesmus obliquus* ++ *Microcoleus vaginatus* +++ *Scytonema ocellatum* ++	*Scenedesmus acuminatus* +++ *Pediastrum boryanum* ++ *Scenedesmus obliquus* ++	*Scenedesmus acuminatus* ++ *Pediastrum boryanum* ++ *Scenedesmus obliquus* ++ *Microcoleus vaginatus* ++

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Периоды развития культур	Синузии	Синузия 7	Синузия 8	Сочетание синузий 10		Синузия 11
				Синузия «висячего войлока» 10-а	Синузия «бурого налета» 10-б	
	Местообитания и их экология	степи дерновинно-злаковые	луга среднего и недостаточного увлажнения	луга избыточного увлажнения, заболачиваемые		болота
	3-й (1—30 IV)			*Oedogonium* sp. +	*Oedogonium* sp. o *Tribonema* sp. ++	*Tribonema* sp. ++ *Cylindrocistis brebissonii* o
	4-й (1—31 V)	*Microcoleus vaginatus* ++ *Pediastrum boryanum* + *Scenedesmus obliquus* +	*Microcoleus vaginatus* ++ *Scenedesmus obliquus* ++ *Scytonema ocellatum* ++ *Tolypothrix distorta* +	*Microcoleus vaginatus* +++ *Pediastrum boryanum* + *Scenedesmus obliquus* + *Scytonema ocellatum* ++ *Oedogonium* sp. + ++	*Pediastrum boryanum* + *Scenedesmus obliquus* + *Scytonema ocellatum* + *Oedogonium* sp. ++ *Tribonema* sp. +++ *Scenedesmus acuminatus* ++	*Microcoleus vaginatus* + *Pediastrum boryanum* + *Scenedesmus obliquus* + *Oedogonium* sp. + *Tribonema* sp. ++++ *Scenedesmus acuminatus* + *Cylindrocistis brebissonii* +

Примечание. Развитие вегетативной массы: o — очень слабое, + — слабое, ++ — среднее, +++ — сильное, ++++ — очень сильное.

Отступлением от установленной закономерности является формирование синузий водорослей на такырах. Общеизвестно, что затопление такыров продолжается около двух месяцев, а иногда и больше, но тем не менее там господствуют синезеленые водоросли, хотя и совершенно других видов (см. табл. 1). Очевидно, на формирование той или иной синузии влияет не только продолжительность периода увлажнения. Здесь сказываются уже иные почвенно-грунтовые условия и, вероятно, биотический фактор — отсутствие высшей растительности или же наличие ее такырных пионеров: солянок, петросимоний и т. д.

Водоросли, впрочем, как и другие группы низших растений, выступают уже в роли индикаторов не одного какого-то фактора, но целой совокупности экологических условий. Каждая картируемая синузия или ассоциация низших растений характеризует совокупность экологических условий соответствующего местообитания.

Представление об убиквизме подавляющего большинства почвенных водорослей (Иенни, 1948; Francé, 1921, и др.) не подтверждается данными настоящего исследования. Набор видов в различных синузиях и ассоциациях почвенных водорослей и других низших растений представляется нам не случайным, а обусловленным совершенно определенными особенностями биологии этих видов, с одной стороны, и наличием той или иной стадии почвообразовательного процесса, с другой стороны.

ЛИТЕРАТУРА

Большев Н. Н. и Е. А. Мануч а р о в а. (1947). Распределение водорослей в профиле некоторых почв пустынной зоны. Вестн. МГУ, 8. — В а с и л ь к о в Б. П. (1955). Очерк распространения шляпочных грибов в СССР. — Г е о б о т а н и ч е с к а я к а р т а СССР. (1956). Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Г е р а с и м о в И. П. (1939). Почвы Прикаспийской низменности. Почвы СССР, III. — И е н н и Г. (1948). Факторы почвообразования. — К о в д а В. А. (1950). Почвы Прикаспийской низменности. (Северо-западной части). — Л и т в и н о в М. А. (1954). О путях формирования и расселения почвенной микроскопической флоры грибов на такырах. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. II, 9. — М и д д е н д о р ф А. Ф. (1882). Очерк Ферганской долины. — М у ш к е т о в И. В. (1886). Туркестан I, 1. — Н и к о л а е в В. А. (1956). «Черные земли». Природа, 12. — П р а с о л о в Л. И. и И. П. Г е р а с и м о в. (1939). Генетические типы почв и почвенные области европейской части СССР. Почвы СССР, I. — С д о б н и к о в а Н. В. (1958). К характеристике систематического состава водорослей такыров северной части Туранской низменности. Бот. журн., 12. — F r a n c é B. H. (1921). Das Edaphon.

Республиканский
проектный институт
по землеустройству «Росгипрозем»,
Южный филиал, Ростов н/Д.

STUDIES ON THE LOWER PLANTS IN THE SEMIDESERTS OF THE WESTERN CIS-CASPIAN AREA AS RELATED TO THE PEDOLOGO-GEOBOTANICAL INVESTIGATIONS

By S. V. Lyssenko

SUMMARY

Some species of lower plants and their synusiae in the semideserts of the Western Cis-Caspian Area can be used as indicators in establishing the direction and the stage of the process of soil-formation.

Thus, the synusiae of the true mushroom (*Agaricus campestris* [Fr.] Quel.) are characteristic of the communities inhabiting the brown soils, while the synusiae with the prevalence of *Gasteromycetes* (*Bovista plumbea*, *Bovista* sp., *Tulostoma volvulatum* and *Phellorina inquinans*) are typical for the alkali (solonetz) soils.

The synusiae of the lichen *Parmelia vagans* and the presence of live specimens of the diatoms *Mastogloia Braunii* and *Mastogloia* sp. are indicative of the process of stratification of quasi-saline takyr-like soils; the synusiae of *Stratonostoc commune*(*Cyanophyta*) and of the lichens *Parmelia ryssolea* and *Parmelia vagans* are indicative of the secondary salinification or regradation of the alkali soils of the depressions subejcted to suffusion.

581.42.49 : 581.3 : 582.542

М. И. Савченко и Л. Р. Петрова

МОРФОЛОГИЯ СЕМЯПОЧКИ ЯЧМЕНЯ *HORDEUM VULGARE* L. И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЕЕ РАЗВИТИЯ

С 8 рисунками

(Получено 21 III 1963)

Характер заложения и развития семяпочек у злаков, а также причины поворота ее в процессе формирования давно привлекали внимание морфологов. Однако исследований в этом направлении и до настоящего времени имеется недостаточно.

Впервые развитие семяпочки и положение ее в завязи злаков было описано Миллером (Miller, 1919), Шнарфом (Schnarf, 1929) и Гебелем (Goebel, 1933). Но эти авторы ограничились освещением только некоторых структурных изменений, происходящих в семяпочке в процессе ее поворота.

В. Г. Александров и М. И. Савченко (1941), изучая развитие семяпочки у пшеницы и ржи, установили, что поворот ее совпадает с основными подготовительными фазами развития женских половых элементов — макроспорогенезом и гаметогенезом. Каждый из двух этих этапов, указывают они, сочетается с коренными превращениями спорогенных элементов нуцеллуса злаков: на первом этапе, при переходе из атропного положения в гемитропное, заканчивается образование макроспор; на втором этапе, при переходе из гемитропного в анатропное, завершается формирование готового к оплодотворению зародышевого мешка. Однако механизм перемещения семяпочки на обоих этапах так и остался невыясненным.

Упомянутые авторы не дали анализа причин, вызывающих перемещение семяпочки в завязи из одного положения в другое. Кроме того, они считали, что семяпочка злаков анатропная, хотя на самом деле она не является полностью обратной, как это свойственно типичным анатропным семяпочкам.

Значительным шагом вперед явились последующие работы В. Г. Александрова (1943) и Я. С. Модилевского с соавторами (1958), в которых сделана попытка объяснить причину поворота семяпочки. Так например, они нашли, что семяпочка поворачивается в результате одностороннего разрастания плаценто-халазы (см. ниже) и неравномерного роста нуцеллуса. Александров указывает, что при переходе семяпочки из атропного положения в анатропное плаценто-халаза из горизонтальной плоскости перемещается в плоскость, перпендикулярную плоскости исходного положения. При этом плаценто-халаза сильно разрастается вверх вслед за растущей в длину завязью и семяпочкой.

В результате прогрессивной редукции частей цветка, особенно сильно выраженной у злаков, произошла редукция и семеножки (фуникулуса), которая у них стала настолько короткой, что провести границу между плацентой и халазой довольно трудно. Александров (1943) в результате исследования истории развития и морфологии зерновки типа ячменевых нашел, что семяпочка злаков характеризуется сильно разросшимся в ширину фуникулусом, при этом настолько коротким, что плацента и халаза срастаются в одно общее образование — плаценто-халазу. Он первый

ввел данное понятие, определяющее довольно удачно морфологическую сущность этих образований.

Некоторые сведения о развитии семяпочек у кукурузы имеются в работах Уэзеруокса (Weatherwax, 1917, 1919, 1955), Рандольфа (Randolf, 1936), Купера (Cooper, 1937), В. Г. Александрова, О. Г. Александровой, М. С. Яковлева (1944), Е. И. Устиновой (1955), И. А. Паламарчук (1958), С. Н. Коробовой (1961, 1962) и других. Данные о развитии семяпочек у пшеницы содержатся в работах П. Ф. Оксиюка и М. И. Худяк (1955), Т. Б. Батыгиной (1962), Л. Р. Петровой (1959а, 1959б, 1960, 1962, и др.). Аналогичные материалы по некоторым другим злакам имеются у Гофмейстера (Hofmeister, 1861), Тру (True, 1893), Гиньяра (Guignard, 1901), Шустера (Schuster, 1910), Крауз (Krauss, 1933), и др. Однако вопрос о причинах поворота семяпочек в процессе их развития остается окончательно не разрешенным. В настоящем исследовании мы делаем попытку выяснить основные этапы развития семяпочки ячменя и причины, вызывающие ее поворот в процессе формирования.

Материал и методика

Объектом исследования был ячмень *Hordeum vulgare* L., сорт 'Пионер'. Растения выращивались на опытном участке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, летом 1961 г. Начиная с 16 июня, через каждные четыре дня до конца цветения, производилась фиксация колосьев, отдельных колосков и цветков в смеси Навашина с последующей проводкой через спирты и заключением в парафин.

Исследование проводилось на продольных срезах завязи ячменя, сделанных вдоль главной оси семяпочки. Микротомные срезы толщиною 15—20 μ окрашивались гематоксилином по Гайденгайну и заключались в пихтовый бальзам для получения постоянных препаратов. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата системы Аббе.

Результаты исследования

Наши исследования показали, что примордий семяпочки возникает на семяносце (плаценте) в результате локализованного периклинального деления гиподермального слоя клеток и быстро дифференцируется в молодой нуцеллус. Меристематический бугорок будущей семяпочки в начале своего развития занимает прямое положение по отношению к продольной оси завязи. В это время верхушка плодолистика еще не смыкается и полости завязи нет. У основания бугорка возникают первые клетки прокамбиального тяжа, выделяясь более удлиненной формой и густым содержимым (рис. 1, *а*). На верхушке нуцеллуса образуется клетка археспория, которая выделяется среди окружающих клеток значительно большим размером и густым содержимым. Дифференциация археспориальной клетки в семяпочке происходит в результате нарушения синхронности в делениях некоторых клеток определенного участка ткани нуцеллуса: одна из клеток перестает делится и начинает усиленно расти, это и есть будущий макроспороцит (Яковлев, 1951).

Следующим этапом является превращение археспориальной клетки в материнскую клетку макроспор, расположенную субэпидермально. Заложение ее непосредственно под эпидермисом рассматривается некоторыми авторами как характерный признак для злаков (Schnarf, 1929; Goebel, 1933, и др.). С этого времени зачаток семяпочки начинает принимать на себя функцию макроспорангия — семяпочки. Количество клеток прокамбиального тяжа увеличивается. В районе над прокамбиальным тяжем происходит интенсивное мейотическое деление клеток (рис. 1, *б*). Формирование прокамбиального тяжа способствует притоку питательных веществ к району усиленно делящихся клеток. Таким образом, происходит

быстрое увеличение количества клеток. Разрастание ткани в этом районе обусловливает поворот семяпочки и она начинает принимать положение в завязи под углом 20°. Одновременно с этим у основания семяпочки возникает валик внутреннего интегумента, клетки которого делятся периклинально. Вскоре начинается и антиклинальное деление, обеспечивающее рост интегументов в длину, особенно на стороне семяпочки, обращенной к внутренней цветковой чешуе. Верхушка плодолистика разрастается в ширину и длину, смыкается верхними краями, таким образом формируется полость завязи. Миллер (Miller, 1919) на основании своих исследований развития пестичного колоска и оплодотворения у кукурузы отметил, что поворот семяпочки начинается во время удлинения столбика

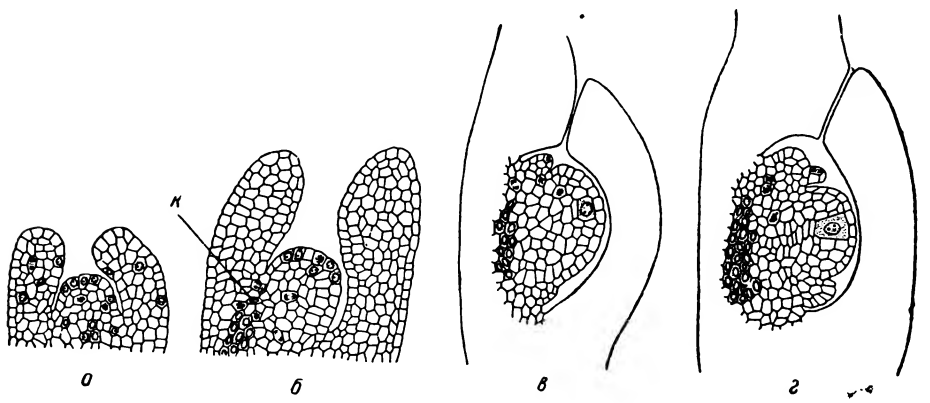


Рис. 1. Продольные срезы завязи ячменя на первых этапах развития семяпочки.

а — меристематический бугорок семяпочки с тремя клетками прокамбия; *б* — бугорок семяпочки в стадии формирования археспориальной клетки и клеток прокамбиального тяжа; *в* — семяпочка повернута на 45°, стадия формирования материнской клетки макроспор, внутренний интегумент на первых этапах образования; *г* — семяпочка повернута на 90°, материнская клетка макроспор увеличена в объеме, наружный интегумент на первых этапах возникновения; *к* — зона активно делящихся клеток.

и усиления ее роста на стороне, обращенной к внутренней цветковой чешуе. Однако, наблюдая это он не дал исчерпывающего анализа причин, вызывающих поворот семяпочки в процессе ее развития.

Дальнейшие наши исследования показали, что молодая завязь начинает обнаруживать процессы усиленного роста. Стенки ее брюшной стороны, разрастаясь, увлекают за собой семяпочку и перемещают ее из прямого положения (в полости завязи) в боковое. Наружная сторона интегументов, обращенная к верхушке завязи, в это время растет быстрее, чем внутренняя, обращенная к основанию полости завязи, т. е. в месте изгиба семяпочки. В этой фазе развития семяпочка по отношению к продольной оси завязи поворачивается на 45° (рис. 1, *в*). Характерной чертой дальнейшего развития семяпочки является дифференциация прокамбиальных клеток в направлении формирующейся халазы и клеток наружного интегумента, которые к этому времени начинают закладываться на ее верхней стороне. Материнская клетка макроспор сильно увеличивается в размере, в ней наступает подготовка ядра к мейотическому делению. Семяпочка начинает принимать горизонтальное положение (рис. 1, *г*). Одновременно в прокамбиальном тяже происходит дифференциация спиральных сосудов, обусловливающих формирование проводящего пучка. В связи с этим, очевидно, резко меняется и приток питательных веществ, поступающих по сосудам к району делящихся клеток. Как в клетках халазального района, так и в клетках интегументов наблюдаются митозы, приводящие к активному размножению клеток и интеркалярному росту интегументов в длину на стороне семяпочки, обращенной к верхушке

завязи. Материнская клетка макроспор в результате мейоза образует четыре клетки. При первом делении клетка всегда разделяется поперечной перегородкой, образуя две клетки. При втором делении каждая клетка делится также поперек, в результате чего возникают четыре макроспоры, расположенные в линейном порядке. У ячменя обычно развивается и об-

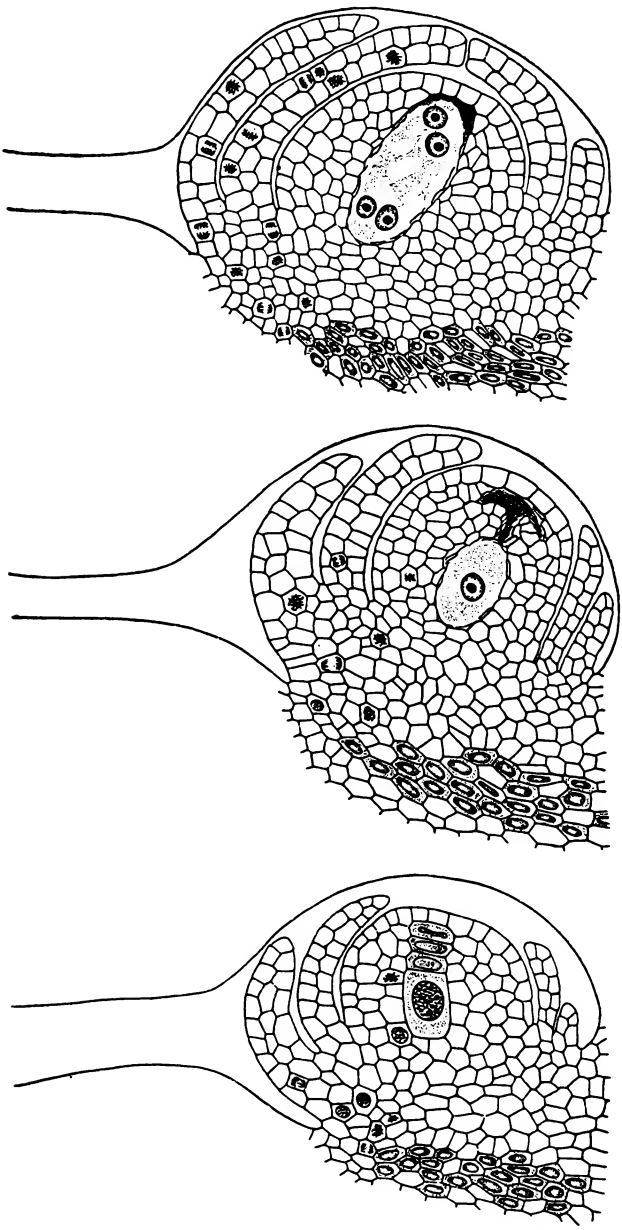


Рис. 2. Продольные срезы завязи ячменя на более поздних фазах развития.

а — семяпочка повернута на 90°, в нуцеллусе расположены четыре клетки макроспор, базальная клетка увеличена, интегументы еще не полностью покрывают ядро семяпочки; *б* — семяпочка повернута на 120°, стадия одноядерного зародышевого мешка; *в* — семяпочка повернута на 130°, стадия четырехядерного зародышевого мешка.

разует зародышевый мешок халазальная макроспора, три остальных макроспоры в дальнейшем разрушаются и отмирают. В этот момент семяпочка поворачивается на 90° и занимает горизонтальное положение, т. е. становится как бы гемитропной (рис. 2, *а*). Разрастаясь, халазальная макроспора становится материнской клеткой зародышевого мешка, ее формирование всегда сопровождается интенсивной вакуолизацией. С обеих сторон ядра по длинной оси клетки обычно возникает по одной крупной вакуоли. Три верхних макроспоры полностью разрушаются и превращаются в бес-

форменные сгустки. В халазальном районе обнаруживается одностороннее разрастание ткани. Разрастается также и ткань нуцеллуса.

В период развития материнской клетки зародышевого мешка семяпочка из горизонтального положения сдвигается на 120—130° по отношению к длинной оси завязи (рис. 2, *б*, *в*). После первого деления ядра материнской клетки зародышевого мешка два дочерних ядра расходятся к полюсам. Большая часть цитоплазмы располагается вокруг них, а остальная часть образует тонкий постенный слой. Центральная часть образовавшегося зародышевого мешка занята крупной вакуолью. В результате следующего деления наступает четырехядерная стадия зародышевого мешка. Последний очень сильно увеличивается и вытягивается по своей длинной оси. На каждом полюсе зародышевого мешка находятся по два ядра. Все ткани, разрастаясь, увеличивают объем семяпочки. Внутренний интегумент полностью покрывает ядро семяпочки и на ее верхушке в месте смыкания образуется пыльцевход (микропиле). Наружный интегумент значительно отстает в своем росте в длину от внутреннего, почти наполовину не закрывая семяпочку (рис. 2 *в*).

После четырехядерной стадии наступает восьмиядерная, которая характеризуется присутствием четырех ядер у микропилярного и четырех — у халазального конца. Из возникших таким образом восьми ядер, три (расположенные у микропилярного конца) образуют яйцеклетку и две синергиды: из трех халазальных ядер формируются антиподы, а два оставшихся (по одному от каждого полюса) сближаются в центральной клетке зародышевого мешка и располагаются в тяже цитоплазмы, тянущемся от антипод к яйцевому аппарату. Перед оплодотворением эти ядра сливаются, образуя вторичное ядро зародышевого мешка.

Антиподы усиленно делятся и к моменту завершения формирования зародышевого мешка их бывает от 30 до 40. У ячменя, представителя трибы ячменевых, образование зародышевого мешка происходит нормально (по Polygonum-типу). Моноспорический восьмиядерный зародышевый мешок свойствен по меньшей мере 70% покрытосеменных (Магешвари, 1954).

Таким образом, с началом формирования проводящего пучка в семяпочке наступают коренные преобразования, ведущие к подготовке зародышевого мешка к процессу оплодотворения. В этой стадии развития семяпочка становится довольно крупным образованием. Проводящий пучок, снабжающий семяпочку, характеризуется наличием многочисленных спиральных сосудов и клеток флоэмы. Над пучком продолжается энергичный процесс митотического деления клеток, способствующий окончательному повороту семяпочки (рис. 3). Можно полагать, что митотическая деятельность клеток, расположенных между проводящим пучком и основанием интегументов, находится в тесной зависимости от деятельности сосудистого пучка. Связь этой зоны с проводящим пучком проявляется в усилении процессов делений. Вещества, поступающие по сосудистому пучку, возможно, обладают специальными митогенными свойствами (Гурвич, 1932; Гурвич и Гурвич, 1945). Придавая большое значение митогенетическому излучению как фактору митотической активности клеток, Д. А. Сабинин (1963) указывает, что уже тогда, когда Гурвич впервые проводил свои опыты для установления существования митогенетических лучей, были основания допускать существование, наряду с ними и гормонов клеточных делений.

Мы не вдаемся в подробности этого сложного вопроса, так как для этого требуются специальные исследования. Однако, на основании полученных данных, мы полагаем, что проводящий пучок, снабжающий семяпочку питательными веществами, в процессе своей дифференциации стимулирует деления клеток в ткани, располагающейся над ним. Таким образом, он играет немаловажную роль в образовательных процессах, происходящих в семяпочке на протяжении всех фаз ее развития.

Особенностью дальнейшего развития семяпочки является усиление ростовых процессов, выражающихся в разрастании плаценто-халазы, клеток проводящего пучка, нуцеллярной ткани и увеличении размеров ее клеток, в разрастании зародышевого мешка, увеличении объема клеток

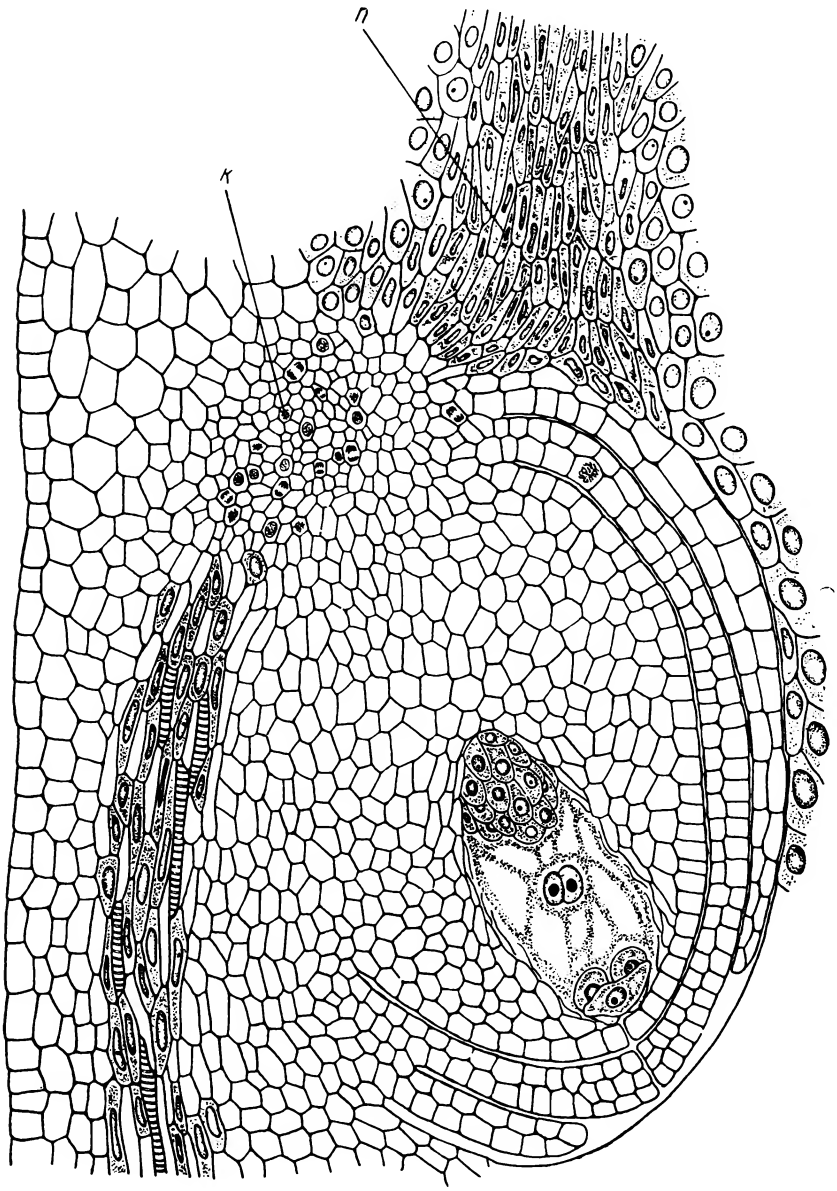


Рис. 3. Участок продольного среза завязи ячменя, семяпочка повернута на 140°.

к — зона активно делящихся клеток; *n* — проводниковая ткань столбика.

антиподального и яйцевого аппаратов, в росте размеров центральной клетки, ее вакуолей и полярных ядер.

Особенно характерным является своеобразное выпячивание центральной клетки в сторону наиболее сильно разрастающихся и лизирующихся клеток нуцеллуса, т. е. по направлению к каналу столбика и более длинной стороне интегументов. Вследствие этого полость зародышевого мешка

смещается с продольной оси его и приобретает другое положение. На первый взгляд создается ложное впечатление, что антиподы сместились и заняли боковое положение в зародышевом мешке. На самом деле антиподальный и яйцевой аппараты, а также полярные ядра находятся на первоначальной оси зародышевого мешка; между ними располагается густой тяж цитоплазмы центральной клетки, определяющий его первоначальную продольную ось.

Митозы продолжаются в клетках, расположенных в районе между концом проводящего пучка и основанием интегументов, вследствие чего в этом районе происходит активное разрастание плаценто-халазы и увеличение числа клеток нуцеллуса. Интегументы, как правило, состоят из двух слоев клеток, но у основания они бывают четырех-пятирядные. В этот период зрелая семяпочка, сделав поворот на 140—150°, остается в таком положении до и во время оплодотворения (рис. 4).

Все вышеописанные структурные процессы, протекающие в семяпочке, тесно связаны с процессами, имеющими место в завязи. Так, из эпидермальных клеток столбика, выстилающих канал его, в результате деления возникает проводниковая ткань, состоящая на первых стадиях из четырех слоев; клетки ее продольно вытянутые с густым содержимым и крупными удлиненными ядрами с многочисленными ядрышками. С развитием завязи проводниковая ткань настолько сильно разрастается, что клетки ее плотно прижимаются к наружному интегументу (рис. 4 и 5). Образование проводниковой ткани свидетельствует о подготовительных процессах в завязи к восприятию и прорастанию пыльцевой трубки.

На рис. 5 изображен продольный срез завязи пшеницы *Triticum aestivum* L., в полости которой располагается семяпочка с развитым зародышевым мешком. На этом этапе развития завязи сосудистые пучки уже сформированы. Лопасти рылец вытянулись в длину, на их поверхности появились железистые волоски. Мы приводим рисунок завязи пшеницы, как одного из основных представителей семейства злаков, для того чтобы показать, что проводниковая ткань у ячменя и пшеницы в основном имеет одинаковое строение. Этот тип строения проводниковой ткани и особенности ее образования, очевидно, характерны для всех злаков. Проводниковая ткань столбика хорошо выражена, клетки ее настолько сильно увеличиваются, что канал столбика почти полностью закрывается. С развитием проводниковой ткани клетки наружного интегумента приобретают строение такого же характера. В них располагаются крупные ядра с большим количеством ядрышек. Интересно отметить, что эпидермис участка стенки завязи, расположенного против микропиле, претерпевает такие же структурные изменения, как клетки эпидермиса столбика и наружного интегумента. Этот участок ткани по своему строению подобен проводниковой ткани стобика и, по всей вероятности, выполняет значительную роль в проведении и прорастании пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Таким образом, фаза созревания зародышевого мешка совпадает с фазой энергичного образования проводниковой ткани в столбике и у основания завязи, а также с физиологической перестройкой клеток наружного интегумента, который является как бы связующим звеном между проводниковой тканью столбика и проводниковой тканью стенки завязи, расположенной перед микропиле.

Перед оплодотворением в проводниковой ткани и в наружном интегументе наступает лизис клеток. Они начинают разбухать и ослизняться. Ядра теряют обычную форму и уменьшаются в размерах. Вместе с тем во многих случаях клетки внутреннего интегумента у основания канала столбика начинают усиленно делится, образуя выступ, который, разрастаясь, раздвигает клетки проводниковой ткани и врастает в канал столбика (рис. 6). Клетки этого выроста вполне жизнедеятельны, они содержат крупные ядра округлой формы. В клетках его обнаруживаются митозы, свидетельствующие об их активном делении и дальнейшем раз-

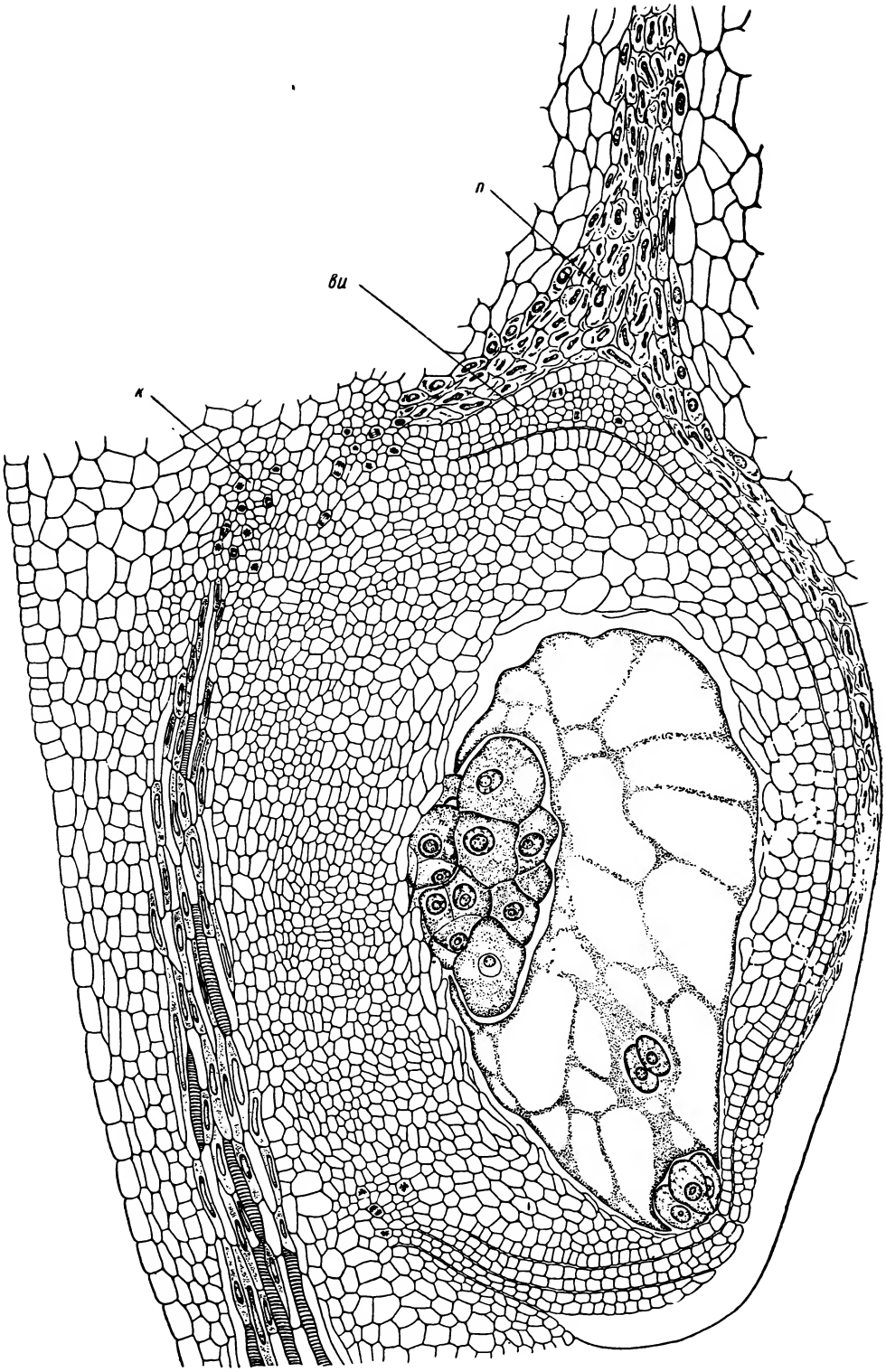


Рис. 4. Участок продольного среза завязи ячменя, семяпочка повернута на 140°, стадия зрелого зародышевого мешка перед оплодотворением.

п — проводниковая ткань столбика; *к* — зона активно делящихся клеток; *ви* — зона разрастающейся ткани внутреннего интегумента.

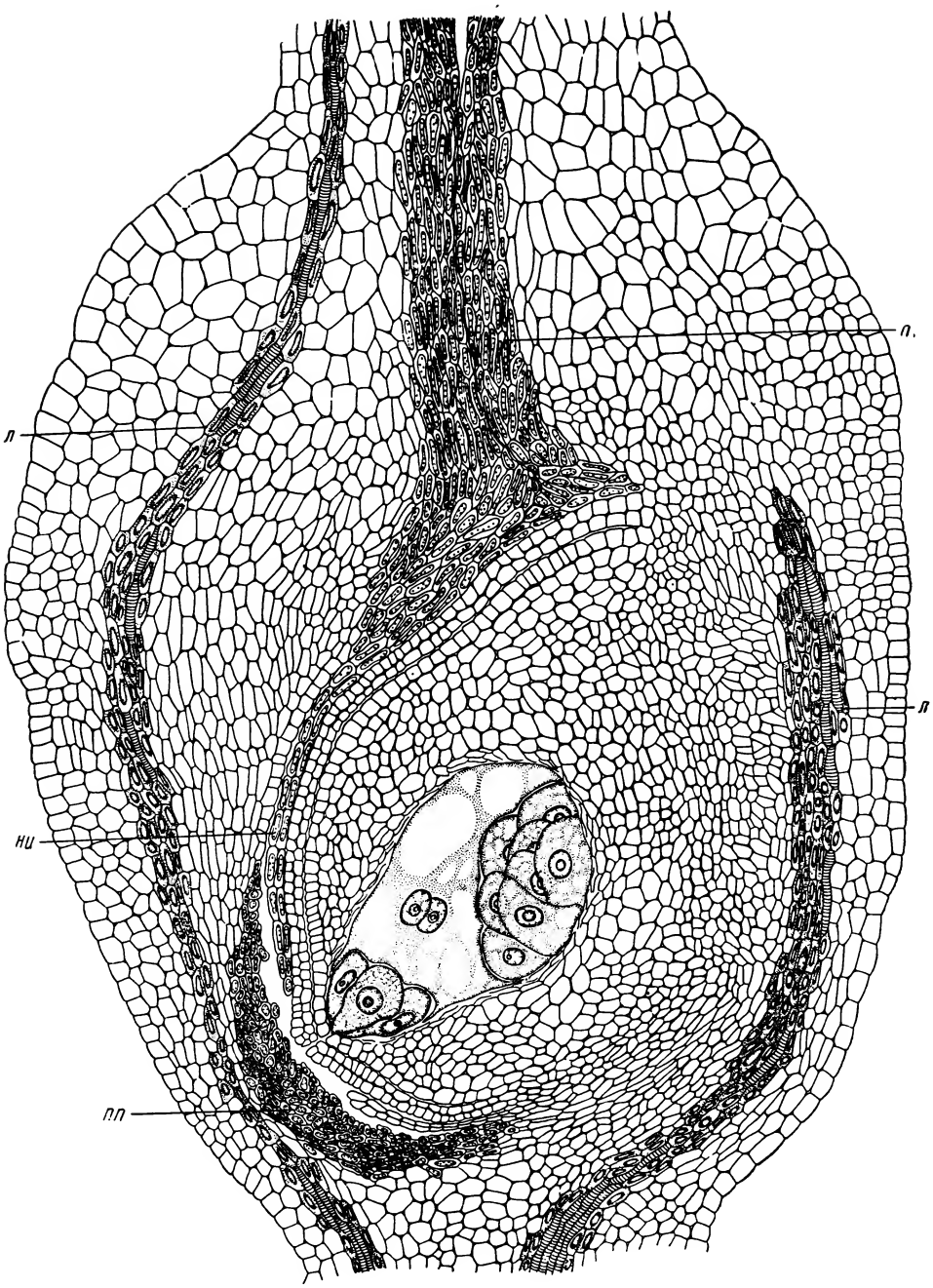


Рис. 5. Продольный срез завязи пшеницы *Triticum aestivum* L., семяпочка со зрелым зародышевым мешком.

л — проводящий пучок завязи; *п* — проводниковая ткань, выстилающая канал столбика; *ни* — клетки наружного интегумента; *пп* — клетки проводниковой ткани стенки завязи, расположенные в районе микропиле.

растании этого образования. Под выступом ткань нуцеллуса также разрастается и выпячивается по направлению канала. Клетки же наружного интегумента над выступом сильно лизируются и разрушаются. Подобное

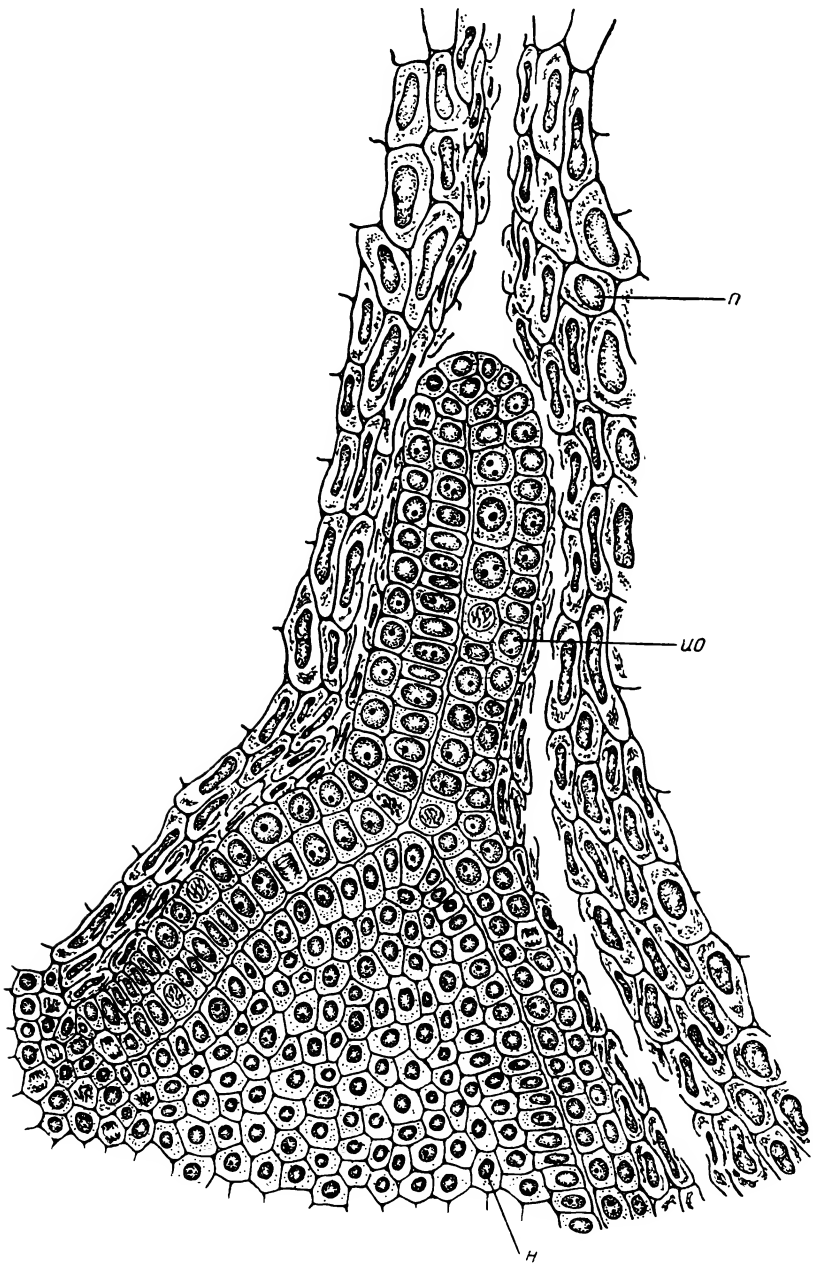


Рис. 6. Участок продольного среза завязи ячменя.

п — проводниковая ткань, выстилающая канал столбика; *ио* — вырост внутреннего интегумента (интегументальный обтуратор); *н* — разросшаяся ткань нуцеллуса.

образование было обнаружено у кукурузы Миллером (Miller, 1919), Уэзеруоксом (Weatherwax, 1955) и Паламарчук (1958). Однако указанные авторы считают, что выступ, врастающий в канал столбика завязи кукурузы, образуется клетками наружного интегумента. К сожалению, они не приводят в своих работах подробного рисунка. Представление этих

авторов, нам кажется мало вероятным, так как клетки наружного интегумента, претерпев процессы ослизнения и разбухания, разрушаются под нажимом растущего выступа внутреннего интегумента и становятся мало заметными. Принимая во внимание исключительно высокую жизнедеятельность клеток образовавшегося выступа, можно рассматривать его как обтуратор, т. е. орган, играющий особую роль при проникновении пыльцевой трубки в семяпочку и облегчающий это проникновение. Таким образом, обтуратор у ячменя образуется клетками внутреннего интегумента; следовательно, по своей морфологической сущности он является интегументальным. Интегументальные обтураторы у ряда растений были обнаружены и описаны Гофмейстером (Hofmeister, 1861), Фагерлиндом (Fagerlind, 1941, 1944), Пилем (Pigl, 1955, и др.).

Для определения типа семяпочки у ячменя мы остановились на зрелой семяпочке, у которой зародышевый мешок содержит сформировавшиеся половые элементы, готовые к оплодотворению — иначе говоря, на семяпочке до оплодотворения. Но иногда для исследований мы брали семяпочки и во время оплодотворения, так как они занимали такое же положение в завязи, как и до оплодотворения.

Семяпочки ячменя в процессе развития, как показано выше, все время меняют свое положение в завязи — от прямого через горизонтальное к неполному-обратному. Больше того, начиная с фазы эмбриогенеза наступают структурные изменения в семенной кожуре, и семяпочка на пути к образованию семени продолжает менять свое положение в завязи. Это обстоятельство было отмечено еще Гебелем (Goebel, 1933). Он считает, что характеризовать семя на основании типа семяпочки перед оплодотворением нельзя, так как во время развития семени нередко наступают резкие изменения.

Как известно, семяпочки различных представителей покрытосеменных на протяжении своего развития вплоть до образования семени непрерывно меняют свое положение в завязи; игнорирование этого часто приводит к тем неточностям и даже к путанице, нередко встречающимся у различных авторов. Так, например, в результате исследования развития семяпочки у кукурузы Тру (True, 1893), Миллер (Miller, 1919), Александров, Александрова и Яковлев (1944), Паламарчук (1958) и другие нашли, что семяпочка у этого растения кампилотропная. Рандольф (Randolf, 1936) считает, что семяпочка у кукурузы полуанатропная, а Купер (Cooper, 1937) пришел к совершенно иному выводу; он полагает, что семяпочка у нее амфитропная. И, наконец, С. Н. Коробова (1961) пришла к заключению, что семяпочка куркурузы больше всего подходит к анатропному типу, разновидностью которого, по-видимому, и является. Очевидно, такое разнообразие мнений о типе семяпочки у кукурузы вызвано тем, что для исследований брались семяпочки в различных фазах развития.

Семяпочка в конечной фазе своего формирования, т. е. перед и в момент оплодотворения, является органом, у которого все ее части закончили развитие. А с фазы эмбриогенеза происходят различные дальнейшие изменения, которые связаны с превращением семяпочки в семя.

Исследования Гофмейстера (Hofmeister, 1861) и Гебеля (Goebel, 1933) над развитием семяпочки у различных растений показали, что семяпочки *Capsella bursa pastoris* до оплодотворения анатропные, а после оплодотворения становятся кампилотропными. У *Atriplex hortensis* и *Erodium gruinum* семяпочки считаются анатропными, однако после оплодотворения они становятся амфитропными. У *Vicia faba* семяпочка до оплодотворения анатропная, а после оплодотворения она начинает занимать гемитропное положение. У *Alisma plantago* семяпочка до оплодотворения кампилотропная, после оплодотворения амфитропная и т. д. Все эти факты, отмеченные Гофмейстером, свидетельствуют о том, что выбор фазы развития семяпочки для определения ее типа имеет большое значение. Та-

ким образом, для определения типа семяпочки надо брать семяпочки в фазе полного развития, т. е. перед или в момент оплодотворения; это и было сделано нами.

Согласно классическим представлениям, семяпочки делятся на три основных типа: ортотропные, или атропные, анатропные (наиболее часто встречающиеся) и кампилотропные. Эта классификация оказалась недостаточной для показа того разнообразия типов, которое встречается среди покрытосеменных. Поэтому Варминг (Warming, 1913) ввел еще два термина — гемитропная и гемикампилотропная семяпочки. Это позволило до некоторой степени охватить те промежуточные формы семяпочек, которые встречаются среди покрытосеменных. Позже Гебель (Goebel, 1933) предложил еще один термин — амфитропный тип семяпочек. Таким образом, была составлена следующая схема типов семяпочек: ортотропная или атропная, анатропная, амфитропная, кампилотропная и гемитроп-

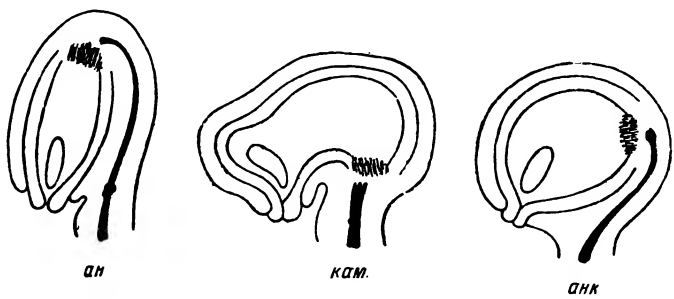


Рис. 7. Типы семяпочек.

ан — анатропная, перевернутая на 180°; *кам* — кампилотропная (по Goebel, 1933); *анк* — ана-кампилотропная, повернута на 140° (по Bocquet, 1959).

ная семяпочки. Эта схема широко используется авторами различных учебников и работ.

Однако Бокет (Bocquet, 1959), исследуя строение семяпочек у покрытосеменных, пришел к выводу, что и эта схема типов семяпочек не отражает полностью действительного положения вещей. Он предложил, в дополнение к принятым признакам классификации типов семяпочек, учитывать особенности начальных фаз их развития, а также положение проводящего пучка, снабжающего семяпочку. Его классификация типов семяпочек покрытосеменных, по нашему мнению, наиболее приемлема и лучше отражает все существующие формы их. В самом деле, если сравнить основные типы семяпочек, из которых анатропная или кампилотропная семяпочки некоторыми авторами принимались за характерный тип для злаков, то можно убедиться, что семяпочка ячменя не анатропная и не кампилотропная, а ана-кампилотропная. Анатропная семяпочка — это семяпочка, перевернутая на 180°, так что микропиле и рубчик (место перехода семеножки в семяпочку) расположены рядом, семеножка очень тесно прилегает или даже срастается с наружным интегументом семяпочки, халаза и микропиле находятся на противоположных концах. Кампилотропная семяпочка характеризуется односторонним разрастанием нуцеллуса и интегументов, вследствие чего семяпочка сильно изогнута и микропиле располагается почти возле халазы. Ана-кампилотропная семяпочка перевернута только на 140°, т. е. не полностью, микропиле и рубчик расположены почти на одном уровне, а халаза находится сбоку от микропиле (рис. 7). Таким образом, важным моментом, определяющим тип семяпочки, является особенность заложения и следования проводящего пучка, снабжающего семяпочку.

Следуя классификации Бокета (Bocquet, 1959) при определении типа семяпочки у ячменя, мы пришли к заключению, что по всем морфологи-

ческим признакам и характеру развития, а также по расположению сосудистого пучка она является ана-кампилотропной (ana-campylotropus). Такое решение вопроса, как нам кажется, кладет конец спору о типах семяпочек, происходящем до настоящего времени среди ряда исследователей, и позволяет дать определение типа семяпочки у злаков, более соответствующее действительности.

Для большей наглядности мы приводим рис. 8, на котором изображена завязь ячменя на различных стадиях ее развития. Показаны последовательные этапы поворота семяпочки в период от начала заложения мериcте-

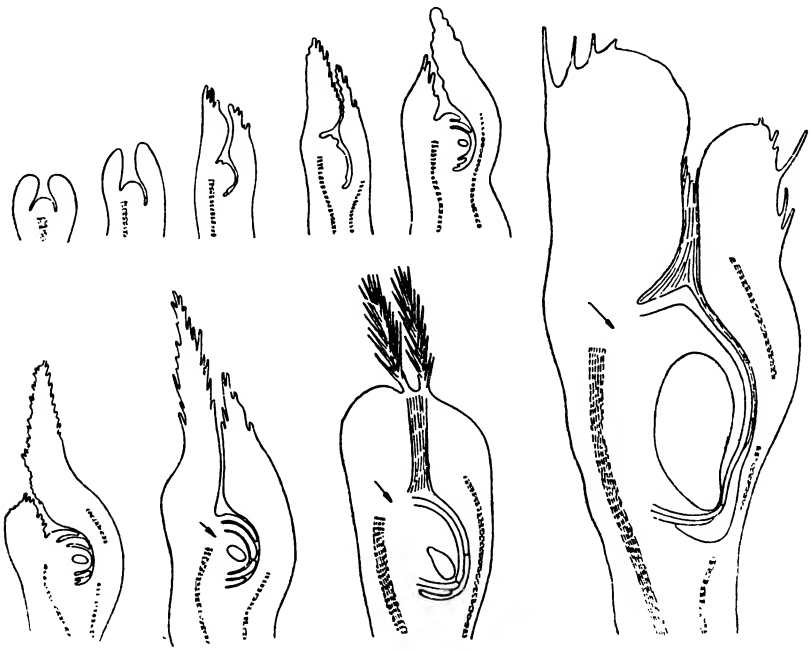


Рис. 8. Схемы продольных срезов завязи ячменя на различных этапах ее развития. Изображен последовательный поворот семяпочки. *Стрелками* показана зона активно делящихся клеток.

матического бугорка в завязи и до формирования зрелой семяпочки, готовой к оплодотворению. Как видно, семяпочка в процессе своего развития поворачивается на 140—150° по отношению к длинной оси завязи, все это подтверждает, что ей присущи все те черты строения, которые свойственны ана-кампилотропной семяпочке.

Заключение

1. Тенденция к усовершенствованию защиты женских половых элементов и зародыша была определяющим моментом в прогрессивной эволюции растений. Увеличение сухости воздуха в определенные геологические периоды земли приводило к различным изменениям в организации частей цветка (Голенкин, 1927).

Как известно, основной морфологической чертой эволюции цветка явилось образование завязи из открытых листоподобных органов путем заворачивания внутрь их краев и заключение семяпочки в ее полость. Семяпочка, попав в благоприятные условия, во влажную камеру — полость завязи, формировалась в дальнейшем путем сокращения и упрощения ее частей, т. е. путем редукции (Савченко, 1957, 1958).

Общий характер эволюционного процесса у растений, направленного на обеспечение защиты органов воспроизведения, выражается также и в различной степени заворачивания интегументами ядра семяпочки. Этот процесс подчинен тем же закономерностям, которые лежат в основе формирования частей цветка, в частности плодолистиков, образующих завязь.

Более или менее выраженный поворот семяпочки в завязи свидетельствует также о приспособительной эволюции в процессе становления этого органа в различных группах покрытосеменных.

Вследствие поворота семяпочки микропиле отклонялось от открытого канала столбика завязи и становилось все более защищенным от внешних условий среды. Кроме того, увеличение контакта микропиле с тканями, способствующими прорастанию пыльцевой трубки, создавало более благоприятные условия для оплодотворения и образования семени.

2. Связь основных фаз развития семяпочки с определенными этапами формирования проводящей системы, снабжающей ее, есть выражение общей закономерности, которая лежит в основе развития растительного организма. Так, например, возникновение первых прокамбиальных клеток у основания зачатка семяпочки ячменя сопровождается образованием нуцеллуса и археспориальной клетки.

С формированием прокамбиального тяжа увеличивается приток питательных веществ к семяпочке, обусловливающей деятельное митотическое деление клеток над ним, возникновение материнской клетки макроспор и заложение внутреннего интегумента; в результате этого семяпочка смещается из прямого положения на 20° по отношению к продольной оси завязи.

Дальнейшая дифференциация прокамбиального тяжа способствует усилению митотического деления клеток в ткани, расположенной у основания семяпочки, в особенности на стороне, обращенной к внутренней цветковой чешуе, образованию халазального участка ткани и заложению наружного интегумента. Вследствие этого семяпочка поворачивается на 45°.

Дифференциация прокамбиального тяжа в сосудистый пучок семяпочки увеличивает приток питательных веществ к ней, усиливает митотическое деление клеток в халазальном районе, приводит к удлинению интегументов на стороне семяпочки, обращенной к верхушке завязи, и вызывает деление материнской клетки макроспор. В результате семяпочка поворачивается на 90°.

Интенсивная дифференциация сосудистого пучка способствует формированию материнской клетки зародышевого мешка, затем образованию двух- и четырехядерного зародышевого мешка, усилению митотического деления клеток, способствующего разрастанию плаценто-халазы, усилению деления клеток интегументов и нуцеллуса, вследствие чего происходит поворот семяпочки на 130°.

Полное завершение дифференциации сосудистого пучка обеспечивает образование восьмиядерного зародышевого мешка, усиление разрастания плаценто-халазы, рост всех частей семяпочки, митотическое деление клеток над пучком. Все эти структурные преобразования в семяпочке обусловливают поворот ее на 140°. В этом положении семяпочка ячменя остается до оплодотворения.

Проводящий пучок, снабжающий семяпочку питательными веществами, в процессе своей дифференциации стимулирует деления клеток ткани, в которой он заканчивается, и обеспечивает завершение образовательных процессов, происходящих в семяпочке на протяжении всех фаз ее развития. Следовательно, митотическая активность клеток, расположенных у основания семяпочки, находится в тесной зависимости от сосудистого пучка, снабжающего семяпочку.

3. Структурные процессы, протекающие в семяпочке, тесно связаны с процессами, имеющими место в завязи. Так, например, фаза созревания зародышевого мешка взаимосвязана с энергичным образованием проводниковой ткани в столбике, стенке завязи, противолежащей микропиле и в клетках наружного интегумента, претерпевающих к этому времени определенные структурные изменения. Образование такого типа тканей играет существенную роль в проникновении и прорастании пыльцевой трубки.

Этому процессу способствует также образование выступа внутреннего интегумента, врастающего в канал столбика у его основания, морфологическая сущность и местоположение которого свидетельствуют о том, что он является интегументальным обтуратором.

4. В определении типа семяпочек у злаков ячмень, как один из основных представителей трибы ячменевых, по нашему мнению, является наиболее подходящим объектом.

В связи с тем, что семяпочка на протяжении своего развития все время меняет положение в завязи, для установления типа ее существенную роль играет исследование на определенной фазе развития. Поэтому мы при определении типа семяпочки злаков остановились на фазе уже полностью сформированной семяпочки со зрелым зародышевым мешком.

На основании сравнительного анатомо-морфологического анализа семяпочки ячменя, проведенного нами, а также сведений, имеющихся в литературе относительно типов семяпочек у покрытосеменных, мы пришли к заключению, что по морфологическим признакам, характеру развития и положению сосудистого пучка, снабжающего этот орган, для семяпочек ячменя и других злаков характерен ана-кампилотропный тип, т. е. в большинстве своем они являются ана-кампилотропными.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1943). История развития и морфология зерновки злака типа ячменевых (*Hordeeae*). Сов. бот., 4. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1939). Морфология завязи и молодого плода пшеницы. ДАН СССР, 23, 4. — Александров В. Г., О. Г. Александрова и М. С. Яковлев. (1944). О характерных чертах морфологии плода злаков типа маиса. Сов. бот., 5—6. — Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1941). К вопросу об истории развития семенной кожуры зерновки злака. Бот. журн., 5. — Александров В. Г., М. И. Савченко и Т. Я. Деметрадзе. (1951). О структурных изменениях тканей, возникающих под влиянием веществ, стимулирующих рост и развитие. Тр. БИН'а, сер. VII, морфолог. и анатом. раст., 2. — Батыгина Т. Б. (1962). Процесс оплодотворения у пшениц. Тр. БИН'а, сер. VII, морфолог. и анатом. раст., 5. — Голенкин М. И. (1927). Победители в борьбе за существование. — Гурвич А. Г. (1932). Митогенетическое излучение. — Гурвич А. Г. и Л. Гурвич. (1945). Митогенетическое излучение. — Коробова С. Н. (1961). Процесс оплодотворения у кукурузы. Тр. морфогенез. раст., I. — Коробова С. Н. (1962). К эмбриологии кукурузы. Тр. БИН'а, сер. VII, морфолог. и анатом. раст., 5. — Магешвари Р. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Модилевский Я. С., П. Ф. Оксиюк, М. И. Худяк, Л. К. Дзюбенко и Р. А. Бейлис-Выровa. (1958). Цитоэмбриология основных хлебных злаков. — Оксиюк П. Ф. и М. И. Худяк. (1955). Новые данные об оплодотворении у пшениц. ДАН СССР, 105, 44. — Паламарчук И. А. (1958). Развитие женского гаметофита у кремнистого сорта кукурузы. Научн. докл. высш. школы, Биолог. наук, 4. — Петрова Л. Р. (1959а). Особенности формирования колоса яровой пшеницы при охлаждении корневой системы. Изв. Карельск. и Кольск. филиалов АН СССР, I. — Петрова Л. Р. (1959б). Влияние охлаждения корневой системы на формирование колоса пшеницы. Автореф. диссерт. БИН, Л. — Петрова Л. Р. (1960). Общие черты мега- и микроспорогенеза пшеницы, выращенной при охлаждении и без охлаждения корневой системы. Тр. Карельск. ФАН СССР, 28. — Петрова Л. Р. (1962). Гистогенез органов колоса пшеницы, выращенной при охлаждении корневой системы. Тр. БИН'а, сер. VII, Морфолог. и анатом. раст., 5. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология растений. — Савченко М. И. (1957). К вопросу о природе семязачатка покрытосеменных растений на примере махровой вишни (*Cerasus vulgaris* Mill. f. *flore pleno* hort.) Тр. БИН'а, сер. VII, Морфолог. и анатом. раст., 4. — Савченко М. И. (1958). К познанию морфологической сущ-

ности семяпочки. Пробл. бот., 3. — Савченко М. И. (1959). Об отклонениях в развитии семяпочки некоторых покрытосеменных растений. Бот. журн., 6. — Савченко М. И. (1960). Аномалии в строении семяпочки покрытосеменных. ДАН СССР, 130, 5. — Устинова Е. И. (1955). Некоторые вопросы оплодотворения кукурузы. Агробиолог., 6. — Яковлев М. С. (1951). О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Тр. БИН'а, сер. VII, Морфолог. и анатом. раст., 2. — Bocquet G. (1959). The campylotropous ovule. Phytomorphology, 9, 3. — Cooper D. C. (1937). Macrosporogenesis and Embryo-Sack development in *Euchlaena mexicana* and *Zea mays*. Journ. Agric. Res., 55, 7. — Fagerlind F. (1941). Der Bau der Samenanlage und des Makrogametophyten bei *Quisqualis indica*. Bot. Notiser, 2. — Fagerlind F. (1944). Der tetrasporische Angiospermen-Embryo-Sack und dessen Bedeutung fur das Verhältnis der Entwicklungsmechanik und Phylogenie des Embryo-Sacks. Arkiv. för Bot., 31 A. — Goebel K. (1933). Organographie der Pflanzen, III. Samenpflanzen, 3 Aufl. — Guignard L. (1901). La double fecondation dans le Mays. Journ. Bot., 15, 2. — Haberlandt G. (1921). Wundhormone der Erreger von Zelltelung. Beiträge zur allgem. Biologie, 2. — Hofmeister W. (1861). Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen. Abh. Köningl. Sächs. Gessell. Wiss., 7. — Krauss E. J. (1933). Entwicklungs-Geschichte der Früchte von *Hordeum*, *Triticum*, *Bromus* und *Poa*. Jahrb. Wissensch. Bot., 77. — Miller E. C. (1919). Development of the pistillate spikelet and fertilization in *Zea mays* L. Journ. Agr. Research, 18. — Pigl L. (1955). Sarcotesta, aril, pulpa and the evolution of the Angiosperm fruit. Proc. Konikl. nedel akad. Wetensch., 58, 2, 3. — Randolf L. F. (1936). Developmental morphology of the *Caryopsis* in Maize. Journ. Agr. Res., 53. — Schnarf K. (1929). Embryologie der Angiospermen. — Schuster J. (1910). Über die Morphologie der Grasblüte. Flora, 100, 2. — True R. H. (1893). On the development of the *Caryopsis*. Bot. Gazette, XVIII, 6. — Warming E. (1878). De l'ovule. Ann. Sci. Hat., ser. 6,5. — Warming E. (1913). Observations sur la valeur systématique de l'ovule. Mindeskrift japet. Steenstrup, XXIV. — Weatherwax P. (1917). The development of the spikelets of *Zea mays*. Bull. Torrey Bot. Club., 44. — Weatherwax P. (1919). Gametogenesis and fecundation in *Zea mays* as the basis of xenia and heredity in endosperm. Bull. Torrey Bot. Club, 46, 3. — Weatherwax P. (1955). Corn and corn improvement.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

MORPHOLOGY OF BARLEY (*HORDEUM VULGARE* L.) OVULE AND SOME CHARACTERISTIC FEATURES OF ITS DEVELOPMENT

By M. I. Savchenko and L. R. Pertova

SUMMARY

In the course of the studies of the ovule structure in barley during ontogenesis it has been established that the differentiation of the vascular strand supplying the ovule is interrelated with the intense mitotic division of cells in the tissues forming the base of the ovule and the integuments on the side facing the interior palea, which secures the possibility of the turning of the ovule within the ovary.

The periods of intense vital activity of these tissues coincide with the main stages of the macro- and microgametogenesis.

The ovule of barley and of the *Gramineae* in general, is anacampylotropous.

The stage of ripening of the embryosac in barley is closely associated with the intense formation of the conducting tissue in the style, in the ovary wall opposite to micropile, with the reconstruction of the cells of the external integument and with the formation of the integumental obturator.

581.148 : 581.543 : 634.948 : 581.526.427

И. Н. Елагин

ОСЕННИЙ ЛИСТОПАД В ЛЕСАХ ЛЕСОСТЕПИ

С 1 рисунком

(Получено 23 II 1962)

Фазе осеннего опадения листьев, большей частью неразрывно связанной с предшествующей ей фазой осеннего расцвечивания листьев, посвящена обширная литература. При этом основное внимание обращалось на выяснение причин, вызывающих осенний листопад, и на установление последовательности опадения листьев у различных пород в отдельных географических пунктах. В то же время в литературе нет описания хода осеннего опадения листьев применительно к какому-либо конкретному лесному сообществу. В связи с этим в 1961 г., в процессе стационарных исследований в Опытном Теллермановском лесничестве Лаборатории лесоведения (Борисоглебский лесной массив на юге Воронежской области) нами были проведены специальные наблюдения.

Осеннее опадение листьев изучалось у древесных и кустарниковых пород, входящих в состав трех типов леса: ясене-дубняка снытево-осокового (65 лет), березняка снытево-осокового и осинника снытево-осокового того же возраста. Для краткости в последующем изложении эти типы леса будут называться «дубняк», «березняк» и «осинник».

Пробные площади в лесах этих трех типов находились на близком расстоянии друг от друга (кв. 32 и 33 Опытного лесничества), в одинаковых условиях местообитания (плато, почвы темносерые лесные).[1]

Осеннее расцвечивание и опадение листьев учитывалось как глазомерно, так и путем сбора опада со специально расчищенных для этой цели площадок. Собранные листья тотчас (еще во влажном состоянии) разбирались по видам и затем пересчитывались. Вслед за тем они высушивались до воздушно-сухого состояния и взвешивались. Во всех сборах мы определяли не только общую массу листьев каждой породы в отдельности, но и средний вес одного листа (как известный показатель размера опавших листьев).

Анализ полученных данных показал, что среди древесных и кустарниковых пород, образующих дубовые леса в районе Борисоглебского лесного массива, первыми вступают в фазы осеннего расцвечивания и опадения листьев кустарники (за исключением бересклета бородавчатого) и такие породы нижних ярусов, как клен полевой, липа, ильм и вяз (табл. 1). Несколько позднее, а в отдельные годы намного позднее эти фазы начинаются у пород верхних ярусов — ясеня, дуба, клена остролистного. Об аналогичной последовательности начала опадения листьев у различных пород в дубовых лесах других районов лесостепи свидетельствуют и многолетние фенологические сводки для Тростянецкого лесхоза (Рудаков, 1955) и Шипова леса (Тюрин, 1954).

Причиной названных различий многие фенологи считают неодинаковую требовательность этих пород к условиям увлажнения почвы. Имеющиеся данные полностью подтверждают существующее мнение.

В дубняках лесостепной зоны прекращение вегетации растений осенью начинается чаще всего в результате истощения запасов почвенной влаги (Карандина, 1949; Елагин, 1959). Последними, естественно, в эту фазу

[1] Более подробно описание дубняка снытево-осокового было опубликовано нами ранее (Елагин и Зворыкина, 1954).

ТАБЛИЦА 1

Динамика расцвечивания и опадения листьев у древесных и кустарниковых пород в 65-летнем дубняке в 1961 г. (масса опада в воздушно-сухом состоянии)

Порода	Элемент учета	Дата сбора опада												
		2 IX	11 IX	20 IX	25 IX	29 IX	2 X	5 X	9 X	14 X	18 X	26 X	1 XI	итого
Дуб	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*3	*4	*5	*6	*8	*9	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	60.0	95.1	258.2	14.4	50.3	289.2	479.2	375.4	686.0	146.6	24.4	35.8	2514.6
	В % от общей массы опавших листьев	2.3	3.8	10.2	0.6	2.0	11.5	19.2	14.9	27.3	5.9	0.9	1.4	100
Ясень	Этап фазы расцвечивания листьев	—	*1	*5	*6	*6	*9	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	27.0	6.6	82.8	22.0	202.6	183.2	130.8	45.9	8.8	67.6	5.4	1.2	783.9
	В % от общей массы опавших листьев	3.4	0.8	10.6	2.8	25.9	223.4	16.7	5.8	1.2	8.6	0.7	0.1	100
Клен остролистный	Этап фазы расцвечивания листьев	—	—	*1	*4	*8	*9	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	—	1.2	15.1	2.4	51.2	250.4	163.4	172.7	0.4	9.0	0.2	—	666.0
	В % от общей массы опавших листьев	—	0.2	2.3	0.4	7.6	38.0	24.4	25.8	—	1.3	—	—	100
Липа	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*5	*6	*8	*9	—	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	19.0	19.5	60.6	9.4	77.8	30.2	18.6	1.6	—	0.8	—	—	237.5
	В % от общей массы опавших листьев	8.0	8.2	25.5	4.0	32.8	12.7	7.8	0.7	—	0.3	—	—	100
Ильм	Этап фазы расцвечивания листьев	*2	*4	*5	*6	*9	—	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	3.8	2.4	10.2	0.4	26.3	82.6	14.0	—	—	1.2	—	—	140.9
	В % от общей массы опавших листьев	2.7	1.7	7.2	0.2	18.7	58.7	10.0	—	—	0.8	—	—	100
Клен полевой	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*4	*8	*9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	5.0	4.2	49.0	4.6	63.2	70.6	3.8	—	—	3.0	—	—	203.4
	В % от общей массы опавших листьев	2.4	2.2	24.1	2.2	31.1	34.8	1.8	—	—	1.4	—	—	100
Лещина	Этап фазы расцвечивания листьев	*2	*4	*5	*6	*7	*8	*9	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	2.0	6.8	44.0	8.0	42.5	22.4	9.2	1.9	—	1.4	—	—	138.2
	В % от общей массы опавших листьев	1.4	4.9	31.8	5.8	30.7	16.2	6.6	1.4	—	1.2	—	—	100
	Масса всего опада (кг/га)													4684.5

Этапы фазы осеннего расцвечивания листьев: *1 — первый этап — появление единичных «желтых» листьев; *2 — второй этап, примерно 25% веточек больших порядков имеет единичные «желтые» листья; *3 — третий этап — половина веточек имеет единичные «пожелтевшие» листья; *4 — четвертый этап, почти на всех веточках имеются единичные «желтые» листья; на отдельных крупных сучьях листья могут быть «желтыми»; *5 — пятый этап — изменилась окраска примерно у 25% всех листьев; *6 — шестой этап — изменилась окраска у 50% всех листьев; *7 — седьмой этап «пожелтело» 75% всех листьев; *8 — восьмой этап — подавляющее количество листьев «пожелтело»; *9 — девятый, последний этап — все листья «пожелтели».

вступают наиболее ксерофильные породы фитоценоза — ясень, клен остролистный, дуб.

В березняке и осиннике мы наблюдали ту же последовательность начала опадения листьев у древесных пород, что и в дубняке (табл. 2 и 3). Первыми желтеют и опадают листья у пород нижних ярусов, несколько позднее начинаются эти фазы у пород I и II ярусов — березы, осины, ясеня и клена остролистного.

Заканчивается листопад раньше всего у клена полевого (в дубняке несколько раньше, чем в березняке и осиннике). В данном случае наши выводы расходятся с наблюдениями С. Н. Карандиной (1949), которая на основании исследований на стационаре «Лес на Ворскле» писала, что листья клена полевого наряду с кленом остролистным дольше всего сохраняют зеленую окраску.

Во всех типах леса довольно быстро завершается листопад у липы и лещины. Однако наиболее дружно, хотя и значительно позднее, опадают листья у клена остролистного и ясеня.

Самыми растянутыми сроками опадения листьев отличаются породы первого яруса — дуб и береза, в меньшей мере это относится к осине. Особенно продолжительны осенние фазы у березы. В 1961 г., например, фаза осеннего расцвечивания листьев у нее длилась 45 дней, а фаза осеннего опадения листьев, начавшаяся одновременно с появлением в кронах первых желтых листьев, — 65 дней. По-видимому, большая продолжительность осенних фаз характерна и для других районов произрастания березы, о чем свидетельствуют, в частности, наблюдения А. П. Массальского (1937), Н. Н. Галахова (1938) и материалы многих календарей природы (Шиголев и Шиманюк, 1949, и др.).

У ясеня, липы и кустарников во всех типах леса осенний листопад почти все время идет параллельно процессу осеннего расцвечивания листьев. Изменившие окраску листья вскоре опадают. У пород I яруса, а также у клена остролистного и ильма листопад, хотя и начинается одновременно с пожелтением первых листьев, но все же отстает от хода их осеннего расцвечивания.

Значительное количество их продолжает оставаться на деревьях и после того, как окончится фаза осеннего расцвечивания. Эта закономерность наблюдалась нами в Опытном Теллермановском лесничестве и в годы с иными климатическими условиями осени, чем в 1961 г. Однако в других районах возможны, по-видимому, отклонения от этого правила. А. П. Массальский (1937), например, в 1930 г. под Можайском наблюдал, что у липы листопад начался лишь после того, как почти все листья у нее пожелтели.

Весьма своеобразно опадение листьев у ясеня. У него, так же как и у других пород с перистыми листьями, листопад осенью часто начинается с облетания долей листа и лишь после этого постепенно опадают черешки. Именно поэтому фаза опадения листьев у ясеня, регистрируемая весовым методом, иногда отличается большой продолжительностью.

В отдельные годы, особенно в результате действия ранних осенних заморозков, как это отмечалось многими исследователями, листья у ясеня опадают зелеными и тогда длительность этой фазы невелика (Керн, 1923; Галахов, 1938, и др.).

В течение первой половины фазы осеннего опадения листьев процесс накопления опада во всех типах леса идет довольно постепенно (см. рисунок). В то же время опадение основной массы листьев и конец фазы проходят в очень сжатые сроки. Об аналогичной закономерности свидетельствуют и данные Л. А. Поярковой (1954) для Воронежского заповедника. В отличие от дубняка и осинника в березняке весь период накопления опада отличается особенно большой длительностью.

ТАБЛИЦА 2

Динамика расцвечивания и опадения листьев у древесных и кустарниковых пород в 65-летнем возрасте в 1961 г. (масса опада в воздушно-сухом состоянии)

Порода	Элемент учета	Дата сбора опада													
		2 IX	11 IX	20 IX	25 IX	29 IX	2 X	5 X	3 X	14 X	18 X	26 X	1 XI	3 XI	итого
Береза	Этап фазы расцвечивания листьев	*1[1]	*3	*4	*4	*4	*6	*7	*8	*9	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	17.8	36.7	101.9	22.0	20.8	136.2	160.8	249.9	686.6	769.0	314.4	17.4	19.6	2553.1
	В % от общей массы опавших листьев	0.6	1.4	3.8	0.8	0.8	5.3	6.3	10.0	26.9	30.1	12.7	0.6	0.7	100
Дуб	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*3	*4	*5	*6	*8	*8	*9	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	2.0	6.0	1.8	—	—	1.6	56.0	11.0	7.2	13.8	2.6	1.0	—	103.0
	В % от общей массы опавших листьев	1.9	5.9	1.8	—	—	1.5	54.3	10.7	7.0	13.4	2.5	1.0	—	100
Ясень	Этап фазы расцвечивания листьев	—	*1	*4	*5	*5	*6	*9	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	—	—	2.8	—	—	6.4	57.2	17.4	9.0	4.9	0.2	4.4	—	102.3
	В % от общей массы опавших листьев	—	—	2.7	—	—	6.3	55.9	17.0	8.8	4.8	0.2	4.3	—	100
Клен остролистный	Этап фазы расцвечивания листьев	—	—	*1	*2	*6	*9	—	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	—	1.8	4.2	0.6	15.8	97.2	150.6	57.0	7.2	1.6	—	—	—	336.0
	В % от общей массы опавших листьев	—	0.5	1.3	0.2	4.7	29.0	44.8	16.9	2.2	0.4	—	—	—	100
Липа	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*4	*7	*8	*9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	—	2.9	20.9	12.8	32.0	13.2	17.6	1.6	0.4	—	—	—	—	101.4
	В % от общей массы опавших листьев	—	2.8	20.7	12.6	31.6	13.0	17.4	1.5	0.4	—	—	—	—	100
Ильм	Этап фазы расцвечивания листьев	*2	*3	*6	*7	*9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	11.6	8.2	10.6	1.2	12.8	33.8	41.6	113.9	3.5	10.0	3.6	—	—	250.8
	В % от общей массы опавших листьев	6.4	3.3	4.2	0.5	5.9	13.5	16.1	44.2	0.2	4.3	1.4	—	—	100
Клен полевой	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*4	*5	*7	*9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	22.4	11.1	44.1	8.4	168.0	97.0	13.4	7.8	5.0	4.0	0.2	—	—	381.4
	В % от общей массы опавших листьев	5.8	2.9	11.5	2.2	44.1	25.5	3.4	2.4	1.2	1.0	—	—	—	100
Лещина	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*3	*6	*7	*7	*8	*8	*9	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	2.2	1.6	14.0	0.8	3.1	5.2	15.2	6.2	0.4	1.6	0.8	—	—	51.1
	В % от общей массы опавших листьев	4.2	3.1	27.3	1.5	6.6	10.2	29.9	12.0	0.7	3.0	1.5	—	—	100
	Масса всего опада (кг/га)														3879.1

[1] Условные обозначения те же, что и на табл. 1.

ТАБЛИЦА 3

Динамика расцвечивания и опадения листьев у древесных и кустарниковых пород в 65-летнем осиннике в 1961 г. (масса опада в воздушно-сухом состоянии[1])

Порода	Элемент учета	Дата сбора опада											
		2 IX	11 IX	20 IX	25 IX	29 IX	2 X	5 X	9 X	14 X	18 X	26 X	итого
Осина	Этап фазы расцвечивания листьев	—	*1	*3	*4	*6	*8	*9	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	86.6	24.0	97.1	17.2	84.4	486.0	197.4	636.0	171.6	8.4	—	1808.7
	В % от общей массы опавших листьев	4.8	1.3	5.4	0.9	4.6	26.9	10.9	35.2	9.5	0.5	—	100
Дуб	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*3	*4	*5	*6	*7	*8	*9	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	3.2	—	11.0	1.4	1.2	24.0	31.1	33.6	92.9	9.6	10.2	218.2
	В % от общей массы опавших листьев	1.5	—	5.3	0.6	0.5	11.0	14.2	15.3	42.5	4.4	4.7	100
Ясень	Этап фазы расцвечивания листьев	—	*1	*4	*5	*7	*9	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	2.4	3.8	35.5	3.2	11.8	80.0	50.6	23.8	1.8	4.4	—	217.3
	В % от общей массы опавших листьев	1.1	1.7	16.3	1.5	5.3	37.0	23.2	10.8	0.8	2.3	—	100
Клен остролистный	Этап фазы расцвечивания листьев	—	—	*3	*7	*9	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	—	1.8	2.6	0.6	24.7	78.8	166.0	142.2	8.4	6.4	0.2	431.7
	В % от общей массы опавших листьев	—	0.8	0.6	0.2	5.6	18.3	38.5	32.9	1.9	1.4	0.1	100
Липа	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*4	*7	*8	*9	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	8.0	7.6	63.8	32.6	150.0	65.0	4.4	—	0.3	1.0	0.2	332.9
	В % от общей массы опавших листьев	2.4	2.3	19.2	9.8	45.1	19.5	1.2	—	0.1	0.3	0.1	100
Ильм	Этап фазы расцвечивания листьев	*2	*4	*4	*6	*8	*9	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	5.0	11.0	26.0	2.0	13.3	33.8	65.8	201.8	7.4	2.4	—	368.5
	В % от общей массы опавших листьев	1.3	2.9	7.6	0.5	3.5	9.2	17.8	54.7	2.0	0.5	—	100
Клен полевой	Этап фазы расцвечивания листьев	—	*2	*7	*9	—	—	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	10.4	5.3	36.0	6.4	54.8	44.4	1.4	—	—	0.6	0.2	159.5
	В % от общей массы опавших листьев	6.5	3.3	22.6	4.3	34.3	27.8	0.8	—	—	0.3	0.1	100
Лещина	Этап фазы расцвечивания листьев	*1	*3	*5	*6	*7	*8	—	—	—	—	—	—
	Масса опада (кг/га)	—	0.8	11.2	1.7	11.4	24.2	42.0	10.0	0.8	3.0	0.6	105.7
	В % от общей массы опавших листьев	—	0.7	10.7	1.6	10.8	22.9	39.8	9.5	0.7	2.8	0.5	100
	Масса всего опада (кг/га)												3642.5

[1] Условные обозначения те же, что и на табл. 1.

В период осеннего листопада средний вес опадающих листьев почти у всех пород меняется.[1] У большинства деревьев и кустарников трех названных типов леса вначале опадают (а следовательно, и вступают в фазу осеннего расцвечивания листьев) самые маленькие, обычно недо-

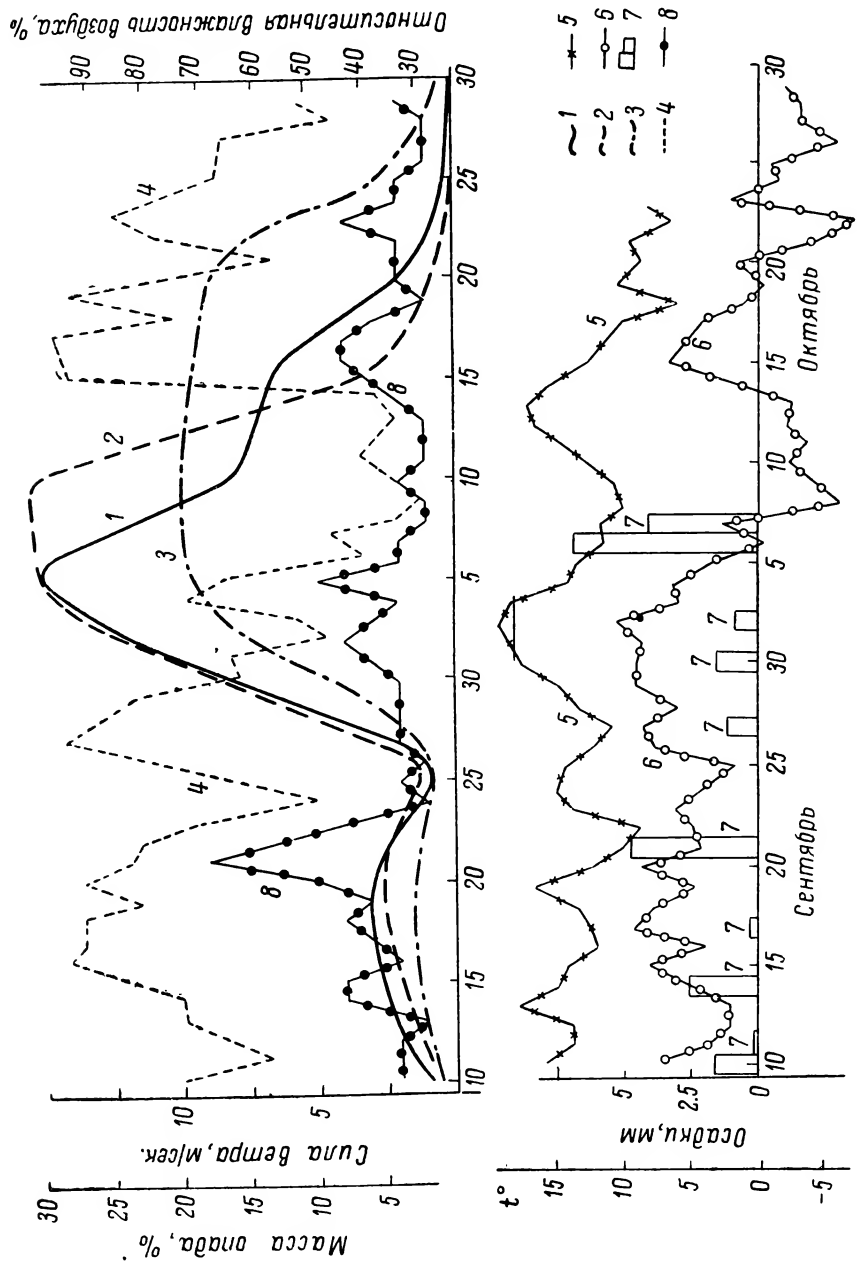


Рис. 1. Динамика опадения листьев в дубняке, осиннике и березняке (масса опада в % от общей массы листьев).
1 — дубняк; *2* — осинник; *3* — березняк; *4* — наименьшая (за сутки) относительная влажность воздуха; *5* — максимальная температура; *6* — минимальная температура; *7* — осадки; *8* — среднесуточная сила ветра (микроклимат по данным А. А. Молчанова, 1961).

развитые листья (табл. 4). И только у березы первые опавшие листья являются по размерам наибольшими. У клена остролистного самые большие листья опадают в середине фазы, а в начале и конце ее листья меньшего размера (табл. 4).

Для того чтобы выяснить, как влияет возраст листьев на сроки их опадения, мы определили средние размеры листовых пластинок на по-

[1] Средние величины получены в результате взвешивания не менее 300 листьев.

бегах всех изученных древесных пород. У дуба, осины, липы, ильма и лещины самые первые по времени появления листья отличаются в то же время наименьшими размерами (табл. 5).

Наоборот, у березы и клена полевого первые листья — наибольшие, последние — наименьшие. Следовательно, у большинства пород осенью вначале опадают самые старые листья, а позднее всех наиболее молодые листья, находящиеся на концах побегов. К такому же выводу, но много раньше, пришли Динглер (цит. по А. П. Тольскому, 1903), М. И. Сидорин (1929) и др.

На скорость опадения листьев осенью большое влияние оказывают различные климатические факторы. В начале осени в районах лесостепи быстрота прохождения древесными породами осенних фаз более всего зависит от условий увлажнения почвы, но на ней почти не сказываются температура воздуха и почвы и сила ветра. Доказательством этому является тот факт, что стоит в начале осени выпасть дождю, как пожелтение и опадение листьев древесных пород почти прекращается (см. рисунок). Именно в результате дождя, выпавшего 21 сентября 1961 г., количество опавших к 25 сентября листьев всех пород, несмотря на сильные ветры, оказалось очень небольшим.

Примерно 1 октября, когда почти все листья у древесных пород изменили свою окраску, в результате чего резко уменьшилась транспирация растений и, следовательно, под пологом леса снизилась относительная влажность воздуха, листопад приобрел особенно бурный характер. При сильном ветре в это время пожелтевшие листья быстро высыхают и опадают. С 1 по 14 октября у березы опало 48% всех листьев, у дуба 75%, у осины 82% и у клена остролистного 88%. У остальных пород к 14 октября листопад, по существу, закончился.

Характерно, что опадение листьев у пород нижних ярусов лесного сообщества происходит при более высокой влажности воздуха, чем у пород I яруса.

Выпадение дождей во второй половине осени и повышение относительной влажности воздуха уже не снижает количества желтеющих и опадаю-

ТАБЛИЦА 4

Изменение среднего веса одного листа в зависимости от срока опадения (в граммах, в воздушно-сухом состоянии)

Порода	11 IX	20 IX	25 IX	29 IX	2 X	5 X	9 X	14 X	18 X	26 X	29 X	1 XI
Дуб	0.142	0.139	0.140	0.123	0.149	0.201	0.229	0.234	0.222	0.284	0.280	—
Береза	0.109	0.097	0.110	0.104	0.090	0.107	0.108	0.103	0.099	0.081	0.066	0.057
Осина	0.280	0.315	0.296	0.317	0.300	0.295	0.292	0.286	0.190	—	—	—
Клен остролистный	—	0.161	0.175	0.227	0.295	0.334	0.304	0.280	0.255	—	—	—
Липа	0.051	0.073	0.080	0.088	0.106	0.118	0.119	—	—	—	—	—
Ильм	0.089	0.080	0.084	0.095	0.183	0.171	—	—	—	—	—	—
Клен полевой	0.095	0.104	0.091	0.091	0.097	0.093	—	—	—	—	—	—
Лещина	0.060	0.089	0.092	0.100	0.145	0.172	0.194	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 5

Средняя длина листовой пластинки (в мм) у листьев различного возраста (среднее из 100 измерений)

Порода	На побеге		
	первый лист	пятый лист	последний лист
Дуб	65.6	105.5	110.0
Береза	56.4	53.4	40.7
Осина	52.5	76.1	63.4
Клен остролистный	117.6	125.0	76.9
Липа	65.0	82.1	87.4
Ильм	46.8	127.0	118.9
Клен полевой	70.6	47.1	36.3
Лещина	51.6	111.0	83.1

щих листьев. В это время основным фактором, влияющим на скорость прохождения растениями осенних фаз, становится не количество доступной для растений воды в почве, а согласно Л. А. Иванову (1936), низкая температура последней.

Наши исследования позволяют сделать следующие выводы.

Подтвердились наблюдения Динглера (1903 г.), М. И. Сидорина (1929) и других исследователей, установивших, что первыми опадают самые старые листья, а последними наиболее молодые. Фаза опадения листьев у пород нижних ярусов во всех типах леса значительно короче, чем у пород I яруса. Количество опадающих в начале осени листьев находится в прямой зависимости от хода фазы осеннего расцвечивания. Листья, желтеющие первыми, быстро опадают. Листья, желтеющие в конце фазы осеннего расцвечивания, могут оставаться на дереве значительное время. Осенний листопад протекает неравномерно. В начале количество опадающих листьев возрастает постепенно, а окончание листопада происходит в более сжатые сроки.

ЛИТЕРАТУРА

Галахов Н. Н. (1938). Осенняя раскраска листьев и листопад. Бот. журн. СССР, 3. — Елагин И. Н. (1959). Температура и влажность почвы в период прохождения дубом, липой и лещиной весенних и осенних фаз развития. Матер. 1-й сессии научн. совета по пробл. «Биолог. комплексы районов нов. освоен., их рац. освоен. и обогащ.» — Елагин И. Н. и К. В. Зворыкина. (1954). Древесная и кустарниковая растительность некоторых типов дубового леса. Сообщ. Инст. леса АН СССР, 2. — Иванов Л. А. (1936). Физиология растений. — Карандина С. Н. (1949). Растительность стационара в липово-дубовом лесу. Уч. зап. ЛГУ, 17. — Керн Э. Э. (1923). Листопад. — Массальский А. П. (1937). Осенние фенологические наблюдения и их обработка. Сов. бот., 2. — Молчанов А. А. (1961). Лес и климат. — Пояркова Л. А. (1954). Динамика и состав опада в дубняках и осинниках. Тр. Воронежск. гос. заповедн., V. — Рудаков Г. И. (1955). Фенологические наблюдения над дубом и его спутниками в свежей дубраве Тростянецкого лесхоза. Тр. Укр. н.-и. инст. лесн. хоз. и агролесомелиорац., 7. — Сидорин М. И. (1929). Об осеннем пожелтении листьев. Журн. Русск. бот. общ., 14, 4. — Тольский А. Н. (1903). Реферат на работу Динглера «Об опадении листвы осенью». Лесн. журн., 3. — Тюрин А. В. (1954). Сезонное развитие дуба и его спутников в европейской части СССР. — Шиголев А. А. и А. П. Шиманюк. (1949). Сезонное развитие природы.

Лаборатория лесоведения
при Комитете Леса
Совета Министров СССР.
Московская область, село Успенское.

AUTUMN DEFOLIATION IN THE WOODS OF THE FOREST-STEPPE ZONE

By I. N. Yelagin

SUMMARY

In all the tree species the oldest leaves are the first and the youngest leaves are the last to be shed. In the shrubs and trees of the lower layers the leaves are shed earlier than in the trees of the upper layers. The autumn phases are the most protracted ones in the birch and the oak.

The main cause of the onset of the autumn developmental phases is the exhaustion of the reserve of soil moisture. The end of these phases is caused by the low soil and air temperature.

(581.14+581.16) 582.683 : 632.51

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ

С. А. Котт

БИОЛОГИЯ СУРЕПИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

С 3 рисунками

Сурепица обыкновенная *Barbarea vulgaris* R. Br. — одно-двухлетнее растение, но в некоторых условиях она становится корнеотпрысковым многолетником (сорные растения СССР, 1934). Этот сорняк широко распространен по всей европейской части СССР (кроме степей и лесотундры), на Кавказе, Урале и в Сибири до Байкала. Растет по лужайкам среди полей, в кустарниках, по обочинам дорог, в садах и ягодниках, на полях в посевах озимых хлебов, особенно часто в посевах клевера и тимофеевки. Сплошь и рядом благодаря обильному цветению его ярко-желтые цветки в мае придают характерную желтизну полям и лужайкам, хорошо заметную издали.

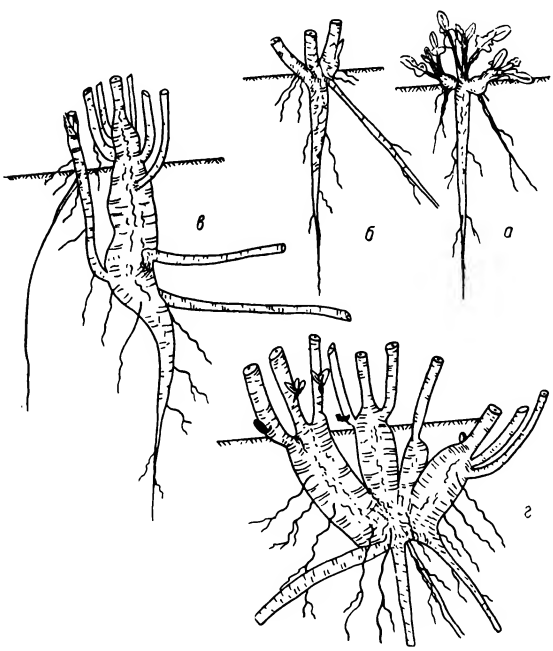


Рис. 1. Развитие сурепицы обыкновенной на вспахиваемых полях.

а — корни в первый год жизни; *б* — корень с побегами на втором году жизни; *в* — образование побега на утолщенном корне; *г* — каудексы и кистевые корни.

Вследствие широкого и массового распространения этого сорняка его биологические особенности заслуживают детального описания. Этому и посвящается настоящая заметка.

В первый год жизни растения, выросшие из семян на пахотных полях, образуют только розетки листьев и хорошо развитый стержневой корень (рис. 1, *а*). Осенью на жнивье убранной озимой ржи нередко можно насчитать десятки розеток сурепицы с хорошо развитыми листьями на 1 м². Часто верхушка стержневого корня утолщается и на ней образуются боковые розетки листьев, сидящие на утолщенных основаниях со своими придаточными корнями. На втором году жизни (рис. 1, *б*) каждая основная розетка и розетки-детки дают плодоносящие стебли.

На втором году жизни корневая шейка с сохраняющимися основаниями плодоносящих стеблей утолщается, при этом хорошо выражено нарастание вверх каудексов (рис. 1, *г*). Нередко плодоносящие побеги возникают на утолщенном корне на глубине 4—5 см (рис. 1, *в*). На третьем году жизни почки возобновления и розетки листьев образуются на месте ли-

стовых следов в основании стеблей и на каудексах. На уплотненной почве хорошо оформленный стержневой корень сохраняется на протяжении всей жизни растения (рис. 2, *а*). На рыхлой почве у растений возникает несколько мощных каудексов с отходящими от них придаточными корнями, главный корень теряет свое значение и растение как бы становится кистекорневым (рис. 1, *г*). Часто внутренность утолщенной части корня и особенно каудексов повреждается личинками вредных насекомых и тогда такие растения отмирают.

При отсутствии факторов, нарушающих развитие, сурепица обильно цветет во второй половине мая, достигнув высоты 40—60 см. При отсут-

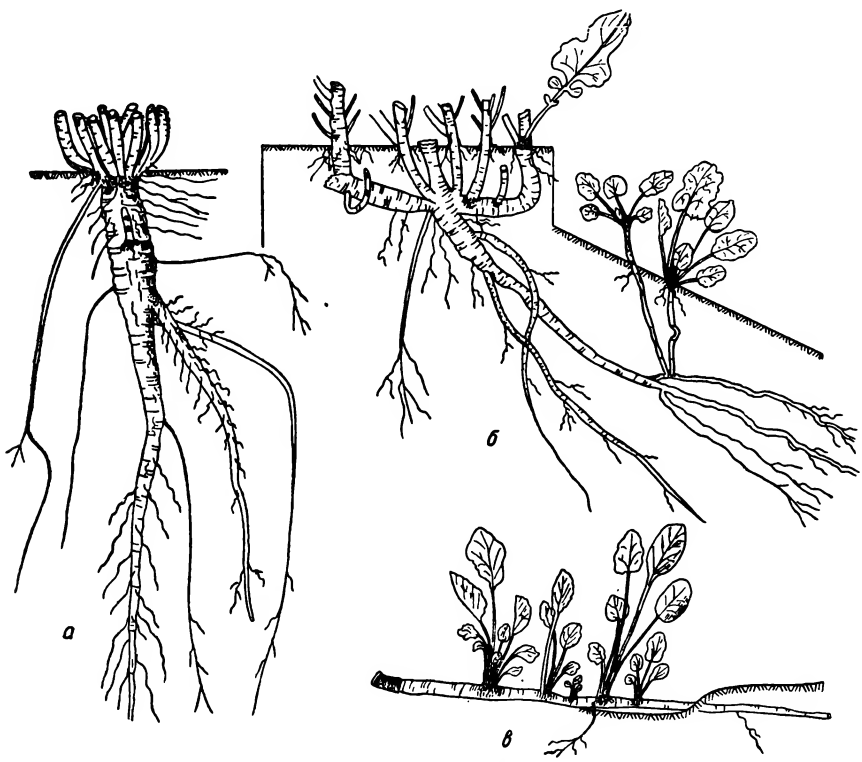


Рис. 2. Развитие сурепицы обыкновенной в различных условиях.

а — стержневой корень на уплотненной почве с почками вблизи корневой шейки; *б* — образование отпрысков на подземных частях стеблей и на корнях при перепашке почвы; *в* — массовое образование пучков побегов на обнаженном позеленевшем отрезке корня.

ствии межвидовой конкуренции сорняк хорошо кустится, образует много плодоносящих и сильно ветвящихся стеблей с массой стручков.

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что одно хорошо раскустившееся растение сурепицы обыкновенной может дать до 9—18 плодоносящих стеблей и от 40 до 116 тысяч семян. В литературе отмечено, что одно растение дает от 1 до 10 тысяч семян. Приняв, что на площади 1 кв. м находится в среднем 10 растений с 30 плодоносящими побегами, дающими по 1 тысяче семян (на каждом), мы получим в среднем до 300 миллионов семян на гектар, а на основе наших данных — даже до нескольких миллиардов семян. Семена содержат около 40% жиров и хорошо сохраняются в почве до 4—5 лет. При отсутствии борьбы сорняк во всех посевах успевает плодоносить до уборки урожая.

На незасеянной части поля сурепица обыкновенная сильно разрастается, имеет на втором году мощную розетку листьев и по нескольку мощных стеблей. 6 мая 1961 г. в фазу формирования стеблей сурепица на опорном пункте «Сватово» в районе наших наблюдений (в Звенигород-

ТАБЛИЦА 1

Кущение и плодоношение сурепицы обыкновенной в условиях Московской области

Номера кустов	Номера стеблей одного куста																	Всего стручков	Количество семян
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	На всех остальных стеблях	
	количество стручков																			
1	110	142	180	228	110	80	193	82	261	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1386
2	218	156	257	545	641	218	880	150	230	80	104	—	—	—	—	—	—	—	—	3879
3	85	65	104	105	131	76	188	206	137	270	85	186	101	97	408	31	108	111	582	3075
																				40000
																				116370
																				92250

ском районе Московской области) была стравлена лошадьми. В это же время рядом была произведена подрезка растений на уровне поверхности почвы и на глубине 5—8 см.

После стравливания лошадьми побегов сурепицы в фазе заложения соцветий с бутонами новые побеги образовались от корневой шейки, а у некоторых растений и в пазухах нижних листьев на оставшихся частях стеблей. У четырех растений, помимо стеблей, сформировались и розетки листьев (табл. 2).

При подрезке стеблей на уровне поверхности почвы и корней на глубине 5—8 см образуются вновь только розетки листьев с цельными пластинками. Розетки были расположены скученно и у многих листья выглядели недоразвитыми. При срезании на более высоком уровне, когда оставалась небольшая часть стеблей, побеги, возникающие из пазушных почек, несли непарноперистые листья, достигали 5—12 см высоты и плодоносили. Кроме того, растения образовали еще и розетки листьев.

При подрезке корней на глубине 5—8 см образовавшиеся розетки, состоявшие из упрощенных и недоразвитых листьев, залегали скученно; новых побегов не было. Таким образом, стравливание (или скашивание) и подрезка с полным удалением всей надземной части сурепицы обыкновенной устраняет новое побегообразование, а следовательно, и плодоношение в данном году. В дальнейшем возобновление сорняка идет по типу озимых растений. Стравливание и скашивание надземной массы до цветения вызывает новое побегообразование и плодоношение в том же году.

Степень возобновления сурепицы разная и составляет в среднем на одно растение после стравливания 15.1, вновь образующихся стеблей, после подрезки на уровне поверхности почвы 5.1 новых розеток, и после подрезки корней 3.3 новых розеток, т. е. падает тем резче, чем больше удаляемая верхняя часть растений.

Как уже отмечалось, у цветущих растений при подрезке корней на глубине 5—8 см на срезах оставшихся корней при любой их толщине (вплоть до 1—2 мм) образуются розетки листьев (рис. 3, *б*).

Если отрезки корней при осенней и ранней весенней вспашках частично остаются на поверхности почвы, то обнаженные части их зеленеют и на них пучками образуются розетки листьев (рис. 2, *в* и рис. 3, *а*). Наконец, нами найдены были случаи образо-

ТАБЛИЦА 2

Особенности отрастания сурепицы обыкновенной после стравливания лошадьми и подрезки (образование розеток и стеблей)

Номера растений	Стравливание лошадьми		Подрезка на уровне поверхности почвы		Подрезка на глубине 5—8 см	
	розетки	количество стеблей	количество		количество	
			розеток	стеблей	розеток	стеблей
1	0	36	9	0	2	0
2	0	31	4	0	1	0
3	0	5	8	0	7	0
4	0	8	1	0	10	0
5	0	23	4	0	1	0
6	0	14	1	0	4	0
7	0	16	7	0	3	0
8	0	38	8	0	4	0
9	0	16	10	0	3	0
10	0	16	3	0	4	0
11	0	6	5	0	4	0
12	0	16	2	0	7	0
13	+	12	1	0	3	0
14	+	11	4	0	3	0
15	+	11	8	0	2	0
16	0	10	6	0	4	0
17	+	6	7	0	1	0
18	0	15	5	0	2	0
19	0	11	11	0	3	0
20	0	5	5	0	5	0
21	0	15	9	0	2	0
22	0	22	0.5	0	1	0
23	0	5	15	0	2	0
24	—	—	3	0	6	0
25	—	—	6	0	3	0
26	—	—	1	0	2	0
27	—	—	7	0	2	0
28	—	—	7	0	2	0
29	—	—	4	0	3	0
На остальных 41 растениях образовалось			196	0	—	—
Итого	0	348	361		95	0
В среднем на растение	0	15.1	5.1	0	3.3	0

вания розеток на неповрежденных корнях, залегающих вблизи разрыхленного слоя почвы (рис. 2, *б*).

Таким образом, сурепица обыкновенная, произрастающая на бедных уплотненных почвах при отсутствии повреждений, нормально плодоносит на втором году жизни и является стержнекорневым двулетником. При устранении плодоношения она живет более двух лет и становится стержнекорневым многолетником. На плодородной рыхлой и хорошо аэрируемой почве сурепица образует утолщенные каудексы с придаточными корнями, у нее закладываются почки возобновления на верхушках каудексов и у основания плодоносящих стеблей; после плодоношения она зимует. В этих условиях сурепица приобретает сходство с кистекорневым многолетником.

При отсутствии повреждений сурепица обыкновенная редко дает отпрыски на корнях. Рыхление и обработка почвы вызывают обильное побегообразование на обнаженных целых корнях, их частях и на концах подрезанных корней, т. е. у растения проявляется свойство озимого биотипа корнеотпрысковых растений. Следовательно, у сурепицы свойство корнеотпрысковости находится в скрытом (латентном) состоянии, оно обнаруживается при рыхлении почвы и особенно при нарушении целостности корневой системы.

В Московской области в ряде колхозов и в опытных хозяйствах «Красный маяк» (Ульяновский район) и «Сватово» (Звенигородский

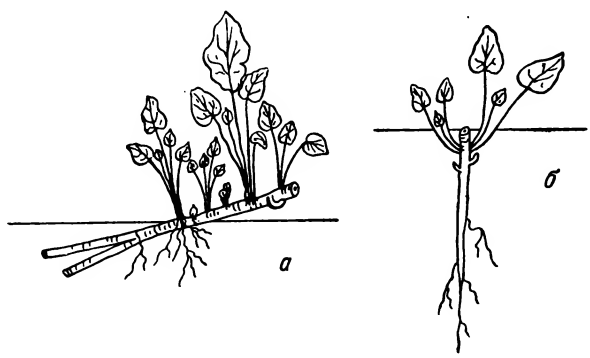


Рис. 3. Корневые отпрыски сурепицы обыкновенной.

а — побеги на обнаженной части корня; *б* — побеги на тонком подрезанном корне.

район) в посевах озимой ржи, клевера и на лужайках сурепица обыкновенная в фазу полного цветения была подкошена на высоте стеблестоя (травостоя) культурных растений. В это время сорняк достигал 40—60 см высоты, а культурные растения и злаки 10—15 см. Подкашивание производилось ручными косами и конными косилками. Подкошенный сорняк быстро покрывался растущими культурными растениями и очень редко, по изреженным местам давал дополнительные слабо плодоносящие побеги, так как в этих условиях у него плохо опылялись цветки (это ветроопыляемое растение). Истощенный сорняк в массе повреждался личинками насекомых, плохо зимовал и отмирал.

Наши исследования показывают, что эффективным средством борьбы с сурепицей обыкновенной является ее подкашивание в период массового цветения конными косилками или ручными косами на высоте травостоя (стеблестоя) культурных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П. Ф. (1951). Флора средней полосы европейской части СССР. — Котт С. А. (1961). Сорные растения и борьба с ними. — Сорные растения СССР. (1934). III. Под ред. Б. А. Келлера и др.

Всесоюзный научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии,
Москва.

(Получено 8 I 1962).

517 : 581.526.45

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В. И. Василевич

ОПЫТ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ЛУГОВОГО КОНТИНУУМА

С 2 рисунками

Положение о непрерывности растительного покрова впервые было выдвинуто Л. Г. Раменским (1925). Он отмечал, что переход от одной растительной группировки к другой совершается путем плавной убыли и выпадения одних видов, появления и увеличения обилия других. В связи с этим и границы между фитоценозами обычно бывают расплывчатыми. Несколько позднее аналогичную точку зрения высказал Глизон (Gleason, 1926). В последнее время трудами в основном американских геоботаников создано учение о растительном континууме. Континуум — это выражение непрерывности растительного покрова. В случае континуума таксономические единицы растительности обособлены настолько слабо, что их выделение в значительной степени субъективно. Американские геоботаники на огромном фактическом материале показали существование континуумов растительности в лесах (Curtis a. McIntosh, 1951; Whittaker, 1956, 1960; Bray a. Curtis, 1957; Rice a. Penfound, 1959; Christensen, Clausen, Curtis, 1959; Maycock a. Curtis, 1960), в прериях (Curtis, 1955; Bray, 1960) и на облесенных болотах (Clausen, 1957).

В русской геоботанике кроме Раменского никто не занимался широко этой проблемой. Частично это объясняется тем, что в наших бореальных лесах, на основе изучения которых создавались отечественные методы геоботанических исследований и теория фитоценологии, типы растительных сообществ выявляются сравнительно просто. Но в отношении луговой растительности М. Л. Раменская (1958) также пришла к выводу об отсутствии четко обособленных ассоциаций.

Летом 1961 г. на стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Ленинградская область, Карельский перешеек) автор провел работу с целью выяснения вопроса, в какой степени обособлены растительные ассоциации на лугах. Иными словами, можем ли мы в этом случае констатировать наличие континуума.

При таком подходе, разумеется, нужно заранее определить, что мы будем понимать под растительной ассоциацией. В данной работе автор исходит из понимания ассоциации как статистической совокупности фитоценозов, группирующихся вокруг одного центра (Василевич, 1961, 1962). Этот центр и представляет тип растительных сообществ.

Исследования проводились на участке суходольного луга площадью около 4 га. На этом лугу было расположено случайно 50 пробных площадок размером 5×5 м. В каждой из этих площадок опять же случайно располагались 10 квадратов по 0.25 м². На них отмечалось проективное покрытие каждого вида. Затем определялась средняя арифметическая покрытия для этих 10 квадратов, и после округления она рассматривалась как мера количества вида (Беклемишев, 1961). При округлении мы принимаем такие классы покрытия: 0, 0.5, 1, 2, 5, 10, 15, 20 и т. д. Таким образом, мы имеем 50 описаний луговой растительности. Каждое описание представляет фитоценоз, состав которого выражен покрытиями составляющих его видов.

Теперь перед нами встает задача разделить эту совокупность описаний на группы, которые представляли бы собой растительные ассоциации. Рассматривая ассоциацию как тип растительных сообществ, мы тем самым задачу выделения ассоциаций сводим к установлению этих типов.

В этом случае мы можем использовать многомерную систему координат, где каждая ось представляет какой-либо морфологический признак фитоценоза (в данном случае каждая ось — покрытие одного вида). В такой координатной системе ближе друг к другу будут располагаться фитоценозы, обладающие более сходной растительностью. Используя расстояние между фитоценозами в такой координатной системе как меру их сходства, мы можем найти группы сходных фитоценозов, которые соответствуют ассоциациям.

Сообщества данного лугового участка не образуют четко разграниченных типов, и задача деления совокупности описаний на ассоциации далеко не проста, если проводить ее с какой-то степенью объективности. О том, какие сложности встают на этом

пути, можно судить по следующим фактам. 50 описаний можно разбить на 10 групп в зависимости от того, какой вид имеет наибольшее покрытие по сравнению с другими в данном описании. Число описаний по этим группам распределяется следующим образом:

Alchimilla sp. — 17, *Rhinanthus minor* — 4, *Agrostis vulgaris* — 7, *Trifolium pratense* — 3, *T. repens* — 6, *Centaurea jacea* — 3, *Alopecurus pratensis* — 7, *Galium mollugo* — 1, *Trifolium medium* — 1, *Anthriscus silvestris* — 1.

Но если мы возьмем уже два вида, имеющих в данном фитоценозе наибольшие покрытия, то различных комбинаций окажется 31. Если мы будем учитывать все виды, имеющие покрытие 10% и более, то окажется, что почти каждое описание представляет особую комбинацию таких видов. Из 50 описаний мы выделили 45 таких комбинаций, отличающихся друг от друга составом видов, а также их порядком в списке, который определяется величиной покрытия. Отсюда можно видеть, что вариабильность растительности на данном лугу весьма значительна, и трудно выделить какие-то четкие типы растительных сообществ. Выделение растительных ассоциаций здесь усложняется еще и тем, что флористический состав всех этих фитоценозов довольно однороден. Если мы возьмем все виды, достигающие в отдельных случаях покрытий 10% и более, то кроме вышеупомянутых это будут лишь *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Trollius europaeus* и *Crepis paludosa*, причем два последних вида отмечены с покрытием не ниже 10% лишь в одном описании. Различия между участками этого луга сводятся в основном к тому, что меняются соотношения между этими видами, а флористический состав везде примерно одинаков. Варьирование растительности данного луга не только весьма велико, но и непрерывно, что не дает возможности выделить ассоциации, четко отличающиеся друг от друга. Как же в таком случае выделить таксономические единицы? Выделять каждую комбинацию обильных видов в отдельную таксономическую единицу не имеет смысла, так как в этом случае каждое описание придется считать особой ассоциацией. Может быть итти путем, которым шло большинство геоботаников, а именно, объединять в одну ассоциацию все те фитоценозы, в которых два-три наиболее обильных вида одни и те же? Но у нас нет оснований считать, что именно при этом уровне различий мы выделим растительные ассоциации, соответствующие действительно имеющимся в природе типам растительных сообществ. При выделении ассоциаций необходимо основываться на тех отношениях, которые имеются в самой растительности, находить наиболее правильный путь деления на части таксономического континуума. Если тип фитоценозов — это то соотношение видов, которое встречается чаще, то за основу установления ассоциации и нужно взять эти типы. При таком подходе нужно отказаться от представления о типе сообществ, как о довольно «чистом» сообществе, сложенном в основном одним-двумя видами, сообществе с явно выраженными доминантами. Типичные сообщества, особенно на лугах, могут быть сложены значительным числом видов с примерно равным покрытием.

Предположим, что на исследованном нами луговом участке существует лишь один тип фитоценозов, т. е. одна растительная ассоциация. В таком случае типичные фитоценозы должны иметь покрытия видов, близкие к среднему покрытию из всех описаний. Уклонения от этого типа будут выражаться в том, что в каком-либо фитоценозе получит значительное преобладание какой-то один вид, в другом фитоценозе — другой вид и т. д. Посмотрим, соответствует ли этому предположению варьирование растительности на данном участке. Возьмем два каких-либо вида, обильных на этом участке, например *Alchimilla* sp. и *Trifolium pratense*. Посмотрим, что встречается чаще: фитоценозы, где эти два вида имеют примерно равное покрытие, или фитоценозы с заметным преобладанием того или иного вида. Для этого в каждом описании вычислим процент покрытия манжетки от суммы покрытий этих двух видов. Распределение частот этой величины приведено в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Распределение частот относительных покрытий отдельных пар видов

Виды	Процент покрытия одного вида от суммы покрытий обоих видов				
	0—19	20—39	40—59	60—79	80—100
Alchimilla sp. — *Rhinanthus minor*	1	5	8	15	20
Alchimilla sp. — *Centaurea jacea*	1	4	8	9	27
Alchimilla sp. — *Agrostis vulgaris*	2	7	15	16	9
Alchimilla sp. — *Alopecurus pratensis*	2	7	3	3	34
Agrostis vulgaris — *Alopecurus pratensis*	4	5	2	4	34
Alchimilla sp. — *Trifolium repens*	3	4	11	17	14
Alchimilla sp. — *Trifolium pratense*	0	5	15	18	11
Trifolium repens — *Alopecurus pratensis*	6	2	2	5	34

Из этой таблицы видно, что чаще встречаются фитоценозы, где эти два вида имеют примерно равное покрытие. Это говорит о том, что два данных вида, как правило, образуют смешанные фитоценозы. Распределение частот их относительных покрытий имеет одну моду, а потому мы можем считать, что эти виды образуют один тип фитоценозов, по крайней мере на этом лугу. Аналогичную кривую распределения частот манжетка даёт также с *Rhinanthus minor*, *Centaurea jacea*, *Agrostis vulgaris* и *Trifolium repens*. Во всех этих случаях распределение частот относительных покрытий имеет одну моду, т. е. встречается один определенный тип строения фитоценозов. Чем значительнее уклонения от этого типа, тем реже они встречаются. Если бы у этих видов была тенденция к образованию чистых фитоценозов, то распределение частот относительных покрытий имело бы две моды: одна из них соответствовала бы типу сообществ, образуемых первым видом, а другая типу, образуемому вторым видом. Именно такой вид имеют распределения относительного покрытия *Alchemilla* sp., *Agrostis vulgaris* и *Trifolium repens* с *Alopecurus pratensis*. Во всех этих случаях имеется более или менее ясная бимодальность. Здесь уже мы вынуждены признать, что лисохвост встречается чаще чистыми зарослями и не образует с указанными видами один тип сообществ.

На основании этих данных можно прийти к заключению, что на данном луговом участке существует не менее двух типов фитоценозов: первый образуют такие виды, как *Alchimilla* sp., *Rhinanthus minor*, *Agrostis vulgaris*, *Centaurea jacea*, *Trifolium pratense* и *T. repens*, а второй тип — более или менее чистые фитоценозы *Alopecurus pratensis*. Описанный метод анализа распределений частот относительных покрытий может служить лишь для предварительной ориентировки в растительности. С его помощью нельзя обнаружить ассоциации, занимающие малую площадь, и представленные в выборке небольшим числом описаний. Кроме того, если в некоторых описаниях оба вида отсутствуют, то вычисление относительного покрытия для этих фитоценозов становится невозможным. Поэтому данный метод мы не использовали для разграничения ассоциаций.

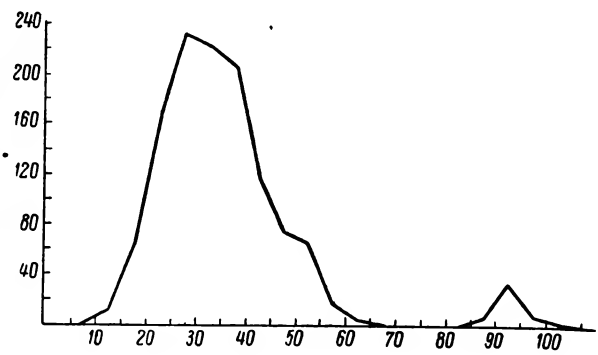


Рис. 1. Полигон распределения частот расстояний между фитоценозами в многомерном пространстве.

На оси абсцисс — расстояние; *на оси ординат* — частоты соответствующих классов.

Растительная ассоциация рассматривается как совокупность сходных фитоценозов, однородных по своему составу, что выражается в существовании одного типа строения фитоценозов. На основании этого растительные ассоциации можно выделить, используя какой-либо количественный показатель их сходства. В качестве такого показателя мы используем расстояние между фитоценозами в многомерной системе координат (Василевич, 1962). Это расстояние определяется по следующей формуле:

$$R = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2 + (z_1 - z_2)^2 + \ldots},$$

где x_1 и x_2 — покрытия вида A в 1-м и 2-м описаниях, y_1 и y_2 — покрытия вида B в 1-м и 2-м описаниях, z_1 и z_2 — покрытия вида C в 1-м и 2-м описаниях и т. д.

Этот метод имеет то преимущество по сравнению с методами, в которых используются другие коэффициенты сходства, что позволяет не только находить степень сходства фитоценозов, но и анализировать взаимное расположение их.

Расстояние в многомерной системе координат было вычислено между каждой парой описаний.

Число таких пар определяется числом сочетаний из n элементов по 2, где n — число описаний. В данном случае $c^2_{50} = 1225$. Полученные значения расстояний были сгруппированы в классы с интервалами в 5 единиц. Кривая распределения частот этих классов приведена на рис. 1. Из этого графика видно, что кривая распадается на две части: чаще всего встречаются расстояния от 20 до 45 ед., которые и образуют основную часть кривой. Второй пик на кривой приходится на расстояния от 85 до 100 ед., его образуют расстояния фитоценоза (описания) 49 до других фитоценозов. Таким образом, описание 49 оказывается очень удаленным от всех остальных описаний на данном лугу, и его необходимо выделить в особую ассоциацию. В этом случае нет постепенной связи его с фитоценозами других ассоциаций, промежуточные по строению фитоценозы отсутствуют. В связи с отсутствием непрерывности нет и таксономического континуума, связывающего эту ассоциацию с другими. Этот случай может служить примером дискретности таксономической единицы.

Что касается остальных описаний, то в отношении их можно выдвинуть следующее предположение: в виду того что они не дают ряда заметных пиков на кривой распределения расстояний, фитоценозы не образуют в многомерном пространстве четко разграниченных групп. Все эти фитоценозы образуют или одну ассоциацию или несколько, тесно связанных между собой.

Вполне естественно предполагать, что фитоценозы, располагающиеся вблизи центра ассоциации, будут характеризоваться большим числом небольших расстояний до других фитоценозов по сравнению с фитоценозами на краях варьирования ассоциаций. Возьмем расстояние между фитоценозами до 20 единиц. Всего таких расстояний в нашей совокупности 78, т. е. в среднем на одно описание приходится больше одного такого расстояния. Посмотрим, сколько таких расстояний имеет каждое описание, т. е. сколько фитоценозов удалено от него на расстояние менее 20 единиц. Из табл. 2 видно, что ближе всего к центральным являются описания №№ 1, 16, 26, 30, 31, 33, 34, 39, 40, 41 и 42. Каким же образом располагаются эти фитоценозы в многомерном пространстве? Если все они относятся к одной ассоциации, то, по-видимому, должны образовывать единое ядро и находиться близко друг от друга. В противном случае эти описания должны распадаться на несколько групп, разделенных более или менее широкими промежутками.

ТАБЛИЦА 2

Число расстояний между фитоценозами менее 20 единиц (описания суходольного луга)

№ описания	Число расстояний до 20 единиц	№ описания	Число расстояний до 20 единиц	№ описания	Число расстояний до 20 единиц	№ описания	Число расстояний до 20 единиц
1	6	14	2	27	4	39	8
2	4	15	0	28	0	40	5
3	4	16	5	29	1	41	7
4	1	17	4	30	11	42	7
5	0	18	4	31	6	43	1
6	4	19	2	32	2	44	4
7	4	20	4	33	6	45	4
8	4	21	0	34	5	46	3
9	4	22	3	35	2	47	1
10	4	23	1	36	2	48	0
11	0	24	1	37	1	49	0
12	4	25	0	38	4	50	0
13	1	26	6				

На рис. 2 приведена схема взаимного расположения фитоценозов, описанных нами на этом лугу. В связи с тем, что многомерное пространство нельзя спроектировать на плоскость, не исказив расстояния между точками, взаимное расположение фитоценозов на схеме не является строго определенным. Величина же расстояния между фитоценозами показана соединяющими их линиями. Эта схема дает возможность установить, что описания распадаются в общем на две группы. Но эти группы довольно тесно примыкают друг к другу. Так, описание 6 отстоит от описания 8 менее, чем на 20 единиц. В данном случае мы имеем две растительные ассоциации, так как существуют два самостоятельных скопления фитоценозов в многомерном пространстве, два типа их. Но здесь очевидно наличие таксономического континуума, связь этих ассоциаций довольно тесная и нет сколько-нибудь значительного промежутка пространства между ними, не заполненного фитоценозами, переходными по характеру.

Таким образом, нам удалось из 50 описаний выделить 3 растительные ассоциации, первая из них представлена 31 описанием, вторая — 6-ю и третья — одним. Но остается еще 12 описаний, которые пока еще не отнесены к какой-либо ассоциации. Безусловно, каждый фитоценоз должен быть отнесен к определенной ассоциации. Любой участок растительности должен найти свое место в классификационной системе. Но в данном случае есть одно обстоятельство, которое затрудняет определение таксономического положения оставшихся 12 описаний. Выяснить, к какой из трех установленных нами ассоциаций ближе каждое описание, не представляет особого труда. Для этого нужно лишь определить геометрические центры ассоциаций, а затем найти расстояния от фитоценоза до этих центров и отнести фитоценоз к той ассоциации, к центру которой он ближе расположен. Но не исключен и такой случай, что фитоценоз не принадлежит ни к одной из этих трех ассоциаций, а относится к какой-то другой ассоциации, которая на данном участке луга достаточно полно не представлена. Дело в том, что этот участок луга является искусственно вырванным отрезком лугового континуума. На нем не представлены все возможные варианты луговой растительности. Поэтому отдельные фитоценозы этого луга могут представлять края варьирования тех ассоциаций, центр которых здесь отсутствует в связи с отсутствием соответствующих условий среды или по какой-либо другой причине. Но раз этих типов сообществ нет, нельзя, разумеется, точно определить таксономическую принадлежность таких ценозов, исходя лишь из растительности этого ограниченного участка.

В связи с этим таксономическое положение фитоценозов на краях варьирования этих ассоциаций остается до некоторой степени неопределенным. Но если наша задача

сводилась к выделению ассоциаций, представленных на данном луге, то можно считать, что она выполнена. Выявлены типы сообществ, представленных на этом участке, но их границы с другими типами, в данном месте полностью не представленными, нуждаются в уточнении. Однако все 12 спорных фитоценозов располагаются довольно близко к выделенным ассоциациям; 8 из них имеют расстояния до отдельных фитоценозов, отнесенных к определенной ассоциации, менее 25 единиц, а 4 — до 30 единиц. Определив расстояния этих фитоценозов до геометрических центров ассоциаций, мы отнесли их к той ассоциации, к которой ближе тот или иной фитоценоз.

Окончательный результат распределения по ассоциациям таков: к первой ассоциации отнесено 41 описание, ко второй 8 и к третьей 1.

Первая ассоциация — обыкновеннополевицево-манжетковая (Alchimilla sp. — Agrostis vulgaris) занимает около 80% площади исследованного луга. Это полидоминантная ассоциация, для фитоценозов которой характерно отсутствие преобла-

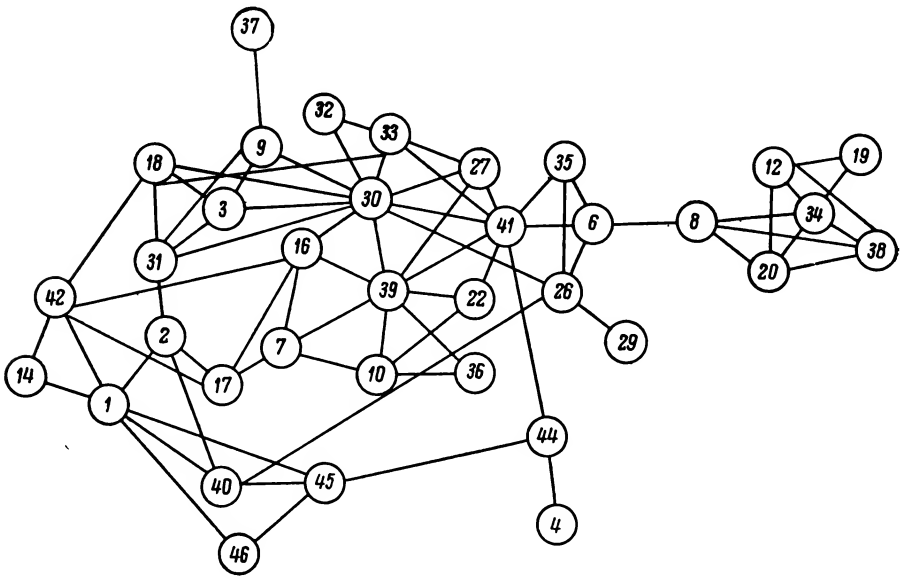


Рис. 2. Схема взаимного расположения описаний.

Линиями соединены описания (фитоценозы), отстоящие друг от друга менее, чем на 20 единиц; *числа в кружках* — номера описаний.

дания какого-либо одного вида. *Alchimilla* sp., *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Agrostis vulgaris*, *Rhinanthus minor*, *Centaurea jacea* и *Anthoxanthum odoratum* имеют значительное покрытие почти во всех фитоценозах. В зависимости от того, какой из этих видов преобладает в фитоценозе, можно выделить соответственно 7 вариантов. Но преобладание, как правило, не бывает значительным. Чаще всего встречаются фитоценозы с примерно равным покрытием 2—3 из этих видов. Все эти виды имеют экологические амплитуды, в значительной степени перекрывающие друг друга (Раменский, 1957). Поэтому есть все основания считать, что экологические условия данного местообитания примерно одинаково благоприятны для обильного развития всех этих видов. Преобладание в каком-либо фитоценозе одного из этих видов может быть случайным, т. е. не связанным закономерно с условиями среды. Оно может определяться случайностями в распределении семян, в перезимовывании растений, их стравливанием и т. п. В связи с этим и колеблется покрытие видов в фитоценозах данной ассоциации.

Значительно реже преобладают в этой ассоциации *Galium mollugo* и *Trifolium medium*. Как правило, покрытие этих видов невелико, но в отдельных случаях они могут становиться преобладающими. Таким образом, число вариантов этой ассоциации увеличивается до 9.

Вторая ассоциация, лисохвостная (с *Alopecurus pratensis*), занимает около 20% площади данного луга и характеризуется заметным преобладанием лисохвоста. Виды, слагающие манжетково-полевицевую ассоциацию, здесь по сравнению с лисохвостом играют второстепенную роль. По сравнению с первой ассоциацией увеличивается лишь несколько обилие *Vicia cracca* и *Phleum pratense*. Эта ассоциация представлена лишь одним лисохвостным вариантом.

Третья ассоциация характеризуется безраздельным господством *Anthriscus silvestris* (покрытие 85%). Кроме него, с заметным покрытием встречаются только *Dactylis glomerata* (10%), *Hieracium umbellatum* (2%) и *Vicia sepium* (2%). Как уже упоминалось выше, эта ассоциация по количественному соотношению видов резко отличается

от двух остальных и не связана с ними переходными фитоценозами. Фитоценоз этой ассоциации располагается на лугу около сенного сарая. Это вполне соответствует общеизвестным позициям купыря лесного на лугах. Его заросли обычно приурочены к местам, где были стога и где почва обогащена азотом. В связи с довольно резкой границей такого местообитания и граница между фитоценозами выражена резко. Дискретность ассоциации усиливается еще и тем, что отсутствуют промежуточные местообитания.

Лет 20—25 тому назад на этом месте был сеяный луг. Видимо, злаковая основа его состояла из ценных кормовых злаков, таких как лисохвост и тимофеевка, а из бобовых высевались *Trifolium pratense* и *T. medium*. В течение последних 20 лет никаких серьезных мер по улучшению этого луга не принималось, и верховые злаки и клевера постепенно начали уступать свое место низовым злакам (*Agrostis vulgaris*, *Anthoxanthum odoratum*) и луговому разнотравью (*Alchimilla* sp., *Centaurea jacea* и т. д.). Данный процесс еще не закончен, и потому эти две ассоциации связаны между собой значительным числом переходных ценозов. Существование переходных ценозов между ассоциациями, которые сменяют друг друга в ряду сукцессионных смен, очевидно, обязательно. Процесс превращения фитоценоза одной ассоциации в фитоценоз следующей длится несколько лет, и переходные сообщества являются необходимым этапом в развитии растительности.

После того как мы установили ассоциации и выяснили в общих чертах характер распределения фитоценозов в многомерном пространстве, попытаемся охарактеризовать количественно степень обособленности этих ассоциаций. Для этого в каждой ассоциации находим расстояние каждого фитоценоза от центра, а затем отсюда получаем средний радиус ассоциации. Геометрический центр ассоциации — это точка пространства, координаты которой равны средним арифметическим покрытия видов в данной ассоциации или других ее признаков, если многомерное пространство строится не на основе покрытий видов. Каждая ассоциация в многомерном пространстве представляет собой совокупность точек, более или менее отграниченных от других совокупностей. Объем такой совокупности зависит от того, насколько велик размах варьирования ассоциации.

В качестве величины, характеризующей объем ассоциации, можно взять среднее расстояние фитоценозов данной ассоциации от ее центра (хотя эта величина не является мерой объема). Размах варьирования ассоциации по разным направлениям может быть очень различен, но как первую приблизительную оценку эту характеристику все же можно использовать. Измерив расстояние каждого фитоценоза от центра ассоциации и найдя среднее арифметическое расстояний, мы получаем величину, которую можно назвать средним радиусом ассоциации. Затем мы находим расстояние между центрами соседних ассоциаций и сравниваем его с радиусами соответствующих ассоциаций. Если данные ассоциации действительно резко отграничены друг от друга, т. е. разделены каким-то промежутком, не содержащим фитоценозов, то тогда отношение

$$D = \frac{d}{\bar{r}_1 + \bar{r}_2} > 1.$$

В этом отношении $\bar{r}_1$ и $\bar{r}_2$ — средние радиусы соответствующих ассоциаций, d — расстояние между их центрами, а D — показатель дискретности этих ассоциаций. В том случае, когда этот показатель меньше 1, мы можем констатировать существование континуума, так как в этом случае области пространства, занятые отдельными ассоциациями, до некоторой степени перекрываются. .

Находим, что на нашем лугу средний радиус обыкновеннополевицево-манжетковой ассоциации равен 22.2 единицы, а средний радиус лисохвостной ассоциации — 15.3 единицы. Расстояние между их центрами равно 31.6 единицы. Отсюда $D=0.84$, что подтверждает наличие континуума, образованного этими ассоциациями. Этот показатель можно получить и другим путем, несколько более трудоемким. Для этого найдем среднее расстояние между фитоценозами каждой ассоциации (мера их конденсированности), а затем среднее расстояние от фитоценозов первой ассоциации до фитоценозов другой. В этом случае показатель дискретности находится по формуле

$$D' = \frac{\bar{R}_{(1,2)}}{\bar{R}_1 + \bar{R}_2},$$

где $\bar{R}_1$ и $\bar{R}_2$ — конденсированность данных ассоциаций, а $\bar{R}_{(1,2)}$ — среднее расстояние от фитоценозов первой ассоциации до фитоценозов второй. Для наших двух ассоциаций мы получили показатель $D'=0.83$, что несущественно отличается от показателя дискретности, найденного первым путем.

Рассматривая растительные ассоциации как скопления фитоценозов в многомерном пространстве, необходимо установить, при какой степени обособленности этих скоплений мы уже можем рассматривать их в качестве особых ассоциаций. Могут встретиться ассоциации, настолько четко разграниченные друг от друга, что вопрос о их самостоятельности даже и не возникает, но в том случае, когда ассоциации тесно соприкасаются, не так просто решить, имеем ли мы две ассоциации или одну. В этом

вопросе, по-видимому, наиболее целесообразно отдать предпочтение чисто количественным критериям. Для этого нужно найти хороший критерий дискретности скоплений, проверив его на разнообразном геоботаническом материале.

Иное решение имеет вопрос о том, скопления какого порядка надо рассматривать в качестве растительных ассоциаций. Видимо, довольно часто наиболее мелкие скопления фитоценозов, скопления 1-го порядка, будут в свою очередь образовывать скопления 2-го порядка, те — скопления 3-го порядка и т. д. Всегда ли нужно считать растительными ассоциациями именно скопления 1-го порядка? На этот вопрос сейчас еще нельзя дать какой-либо определенный ответ, так как работ, посвященных анализу распределения фитоценозов в многомерном пространстве, еще очень мало. Здесь, однако, нельзя ограничиваться только количественным рассмотрением проблемы, так как в ряде случаев могут быть выделены ассоциации, объем которых будет очень сильно отличаться от сложившихся представлений.

При статистическом подходе к растительной ассоциации и случайной выборке описаний объем выявляемых скоплений фитоценозов, а значит и таксономических единиц, находится в тесной зависимости от степени подробности, с которой мы исследуем растительность. Одно и то же число описаний можно расположить на площади в 10 га или 10 кв. км. Вполне понятно, что в первом случае мы можем выявить более мелкие таксономические единицы. Детальность исследований, необходимая для выделения ассоциаций, зависит от характера растительности. Универсальные рекомендации в этом вопросе, по-видимому, невозможны. Необходимая детальность исследований будет определяться не только набором ассоциаций на данном участке, но и характером их распределения.

Все изложенное в этой статье позволяет сделать следующие выводы.

1. Хотя растительность данного участка суходольного луга довольно разнообразна по преобладающим в фитоценозах видам, она образует ограниченное число типов растительных сообществ.

2. Выделяемые растительные ассоциации обладают широкой амплитудой варьирования своего состава. Из группы видов, обильных в данной ассоциации, в отдельных фитоценозах может преобладать какой-либо один. Такие ассоциации нельзя выделить, исходя лишь из доминирования видов.

3. Растительные ассоциации на лугах не являются четко разграниченными таксономическими единицами, а образуют континуум.

4. Существование переходных фитоценозов между основными ассоциациями на этом лугу обусловлено сукцессионной связью этих ассоциаций.

Литература

Беклемишев В. Н. (1961). Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов. Зоолог. журн., 40, 3. — Василевич В. И. (1961). К типологии лишайниковых и брусничных боров. Вестн. ЛГУ, 9. — Василевич В. И. (1962). Геоботанический анализ сосновых боров европейской части СССР. Автореф. диссерт. — Раменская М. Л. (1958). Луговая растительность Карелии. — Раменский Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. — Раменский Л. Г. (1957). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Bray J. R. (1960). The composition of savannah vegetation in Wisconsin. Ecology, 41. — Bray J. R. a. J. T. Curtis. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecolog. Monographs, 27, 4. — Christensen E. M., J. J. Clausen, J. T. Curtis. (1959). Phytosociology of the lowland forests of northern Wisconsin. Amer. Midland Naturalist, 62, 1. — Clausen J. J. (1957). A phytosociological ordination of the conifer swamps of Wisconsin. Ecology, 38, 4. — Curtis J. T. (1955). A prairie continuum in Wisconsin. Ecology, 36, 4.— Curtis J. T. a. R. P. McIntosh. (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology, 32, 3. — Gleason H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club, 53. 1. — Maycock P. F. a. J. T. Curtis. (1960). The phytosociology of boreal conifer-hardwood forests of the Great Lakes Region. Ecolog. Monographs, 30, 1. — Rice E. L. a. W. T. Penfound. (1959). The upland forests of Oklahoma. Ecology, 40, 4. — Whittaker R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky mountains. Ecolog. Monographs, 26, 1. — Whittaker R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecolog. Monographs, 30, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 IX 1962).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

001.2 : 01.107 : 58 : 581.524.44

Д. И. Колпиков

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМУ ИЗУЧЕНИЮ СОЧЕТАНИЙ ЭКОЭЛЕМЕНТОВ РАСТЕНИЙ В ФИТОЦЕНОЗЕ

Современный этап развития отечественной геоботаники характеризуется все возрастающим интересом практических работников (агрономов, лесоводов, луговодов и др.) к использованию в своей работе методов геоботаники (гнездовые посевы, смешанные и уплотненные посевы и т. п.). Решая задачу полностью освободиться от шаблона в земледелии, специалистам сельского хозяйства по необходимости приходится рассматривать явления сочетаний сельхозрастений (агрофитоценозов) не вообще, не абстрактно с позиций описательной ботаники, а комплексно, беря данные разных наук в конкретных условиях внешней среды, на том или ином агрофоне. Разработка новых приемов возделывания растений все более и более принимает комплексный характер. В полевых условиях агроному необходимо выявлять возможности наиболее рационального размещения растений на площади с целью получения максимального выхода растительной продукции как в чистых, так и в смешанных посевах. Данные метеорологии, экологии и физиологии растений, фитоценологии и других наук должны при этом обобщаться и стать теоретической основой земледелия. В этой же связи академик В. Н. Сукачев (1961) настаивает на необходимости широкого развертывания полевых комплексных биогеоценотических исследований. На наш взгляд, в решении этой задачи первостепенное значение имеет более широкое развертывание комплексных (синэколого-физиологических) исследований по изучению свойств растений, входящих в состав естественных фитоценозов и агрофитоценозов. Это необходимо прежде всего для выяснения сущности взаимодействия между компонентами сложнейшего комплекса (фитоценоза).

Занимаясь в течение длительного времени (1935—1961 гг.) разносторонним изучением эколого-биологических и эколого-физиологических свойств растений, входящих в состав естественных и искусственных фитоценозов в условиях засушливой степи, мы накопили определенный экспериментальный материал, который проливает свет на важнейшие и очень тонкие особенности в строении органов растений фитоценозов засушливой степи, функциональное значение которых было скрыто от наук и сельскохозяйственной практики (речь идет об описанных нами приспособлениях для внеустьичного саморегулирования газо- и водообмена у растений в условиях фитоценозов; Колпиков, 1960, 1961 и др.). Вместе с тем наши экспериментальные исследования вносят некоторые новые данные в разрешение капитальной проблемы о взаимоотношениях между растениями в фитоценозе. В частности, для условий засушливой степи мы находим возможным по-новому ставить вопрос об элементарной части фитоценоза.

При чрезвычайной многогранности и сложности взаимоотношений между растениями и условиями их существования в фитоценозе возникает затруднение в том, что принимать за элементарную часть фитоценоза? В настоящее время, исходя из представления, что в состав фитоценоза входят растения с разной экологией, принято считать наиболее важными особенностями фитоценоза его видовой состав, структуру (строение) и условия (среда) существования (Сукачев, 1950, 1961). В этой связи, согласно с основным объектом изучения (видовая емкость и характер местообитания), в качестве элементарной части фитоценоза считают конкретную структурную единицу фитоценоза, т. е. микросочетание видов растений внутри фитоценоза («общежития» по Б. А. Келлеру, синузии, микрогруппировки и т. д.). В наших исследованиях (Колпиков, 1954а, 1954б, 1955а, 1955б, 1959; Колпиков и Тетерин, 1958) мы за элементарную часть фитоценоза принимаем не виды и их сочетания, а конкретные микросочетания особей как одного, так и разных видов в условиях фитоценоза. В этом смысле мы и оцениваем наши экспериментальные данные по изучению некоторых эколого-физиологических свойств растений, входящих в состав фитоценоза (табл. 1, 2, 3).

Результаты проведенных нами исследований показывают, что расчлененное популяции вида на возрастные группы (Работнов, 1950) должно учитываться и при установлении экоэлементов внутри вида по характеру их сочетаемости в условиях фитоценоза. Как известно, основной структурной единицей вида является локальная (внутри фитоценоза) популяция. Это обусловливает

ТАБЛИЦА 1

Данные по экспериментальному (эколого-физиологическому) изучению пятен (микросочетаний особей) *Bromus inermis* Leyss. и *Calamagrostis epigeios* Roth в фитоценозах на залежах в Каменной Степи (1949—1951 гг.)

Растения и местообитания	Характер экоэлемента (по водному режиму)	Физиологические показатели				
		коэффициент водообмена за 1 час	осмотическое давление (в атм.)	эластичность плазмы (по П. А. Генкелю)	вязкость плазмы (по времени плазмолиза) (в мин.)	порог коагуляции плазмы (в °С)
Bromus inermis Leyss.						
Пятно на старой (1885 г.) косимой залежи в открытой степи.	Ксерофильный . . .	5.3	19.7	23	29	51.5
В пятне на старой некосимой залежи в открытой степи (1885 г.).	Мезоксерофильный	4.1	12.3	18	20	49.5
Пятно на старой (1882 г.) залежи среди лесополос.	Мезофильный . . .	2.7	11.5	12	17	47
Calamagrostis epigeios Roth						
Пятно на некосимой залежи 1885 г.	Гигроксерофильный	4.5	21.3	16	43	58
В фитоценозе на косимой залежи в открытой степи (1885 г.).	Близко к стипаксерофильному . . .	6.3	27.5	21	57	61
На некосимой залежи 1882 г.	Мезоксерофильный	4.7	19.5	16.7	29	53
В западине на берегу пруда.	Гигрофильный . . .	2.9	17	19	37	52

ТАБЛИЦА 2

Экспериментальные (эколого-физиологические) данные по изучению экоэлементов пырея ползучего и других злаков в условиях степных фитоценозов на Бурунных землях Ставрополья (май—июнь 1952 г.)

Растения и местообитания	Характер экоэлемента (по водному режиму)	Физиологические показатели				
		коэффициент водообмена за 1 час	осмотическое давление (в атм.)	эластичность плазмы (по П. А. Генкелю)	вязкость плазмы (по времени плазмолиза) (в мин.)	порог коагуляции плазмы (в °С)
Agropyrum repens P. B.						
Пырейная залежь.	Мезоксерофильный	4.1	21.5	27	19	53
Степной лиман.	Гигрофильный . . .	3.5	17	21	39	52
На орошаемых землях.	Мезофильный . . .	1.9	12	17	19	49
Aneurolepidium ramosum Nevski						
Близь лимана.	Мезоксерофильный	3.5	22	18	26	54
Степная западина.	Близко к стипаксерофильному . . .	6.7	27.5	23	39	59.5
Phragmites communis Trin.						
На лимане.	Гигрофильный . . .	2.7	18	20	33	51
В ковыльной ассоциации на целине.	Близко к стипаксерофильному . . .	7.9	29	22	37	61.5
На мелкобугристых песках.	Мезоксерофильный	3.5	19.7	21	25	53
В лесной полосе.	Мезофильный . . .	1.7	11.5	10.5	17	48

ТАБЛИЦА 3

Данные синэколого-физиологических исследований особенностей водного режима и выносливости к засухе микросочетаний (синэкоэлементов) в фитоценозе опустыненной степи на Черных землях КалмАССР (май 1957 г.)

Индекс элемента почвенного комплекса[1]	Характер синэкоэлементов (по водному режиму)	Растения	Обилие (по Друде)	Физиологические показатели			
				коэффициент водообмена за 1 час	осмотическое давление (в атм.)	эластичность плазмы (по П. А. Генкелю)	порог коагуляции плазмы (в °С)
1-А	Эфемеры (псевдоксерофиты).	*Poa bulbosa* var. *vivipara* L.	cop.$_3$	1.21—5.3	19	22	51
		Bromus tectorum L.	cop.$_1$	1.3—5.9	20	19	50
4-А	Стипаксерофильный.	*Stipa lessingiana* Trin.	sp. gr.	7.7	27	39	55
		Festuca sulcata Hack.	cop.$_1$	6.1	25	35	54
		Koeleria gracilis Pers.	un.	5.3	23	33	53
2-4	Гемиксерофильный.	*Medicago romanica* Prod.	sol. gr.	3.9	23	19	51
		Salvia nemorosa L.	un.	3.1	21	17	50
4-Б	Эвксерофильный.	*Artemisia maritima* var. *incana* Kell.	cop.$_2$	0.8—1.3	42	36	59
		Kochia prostrata Schrad.	cop.$_1$	0.7—1.7	41	35	58
5-Б	Галофильный.	*Statice gmelini* Willd.	sol. gr.	1.4	63	10	46
		Obione verrucifera M. B. (Garth.)	—	1.1	62	9	47
		Camphorosma lessingiana Litw.	sol.	1.9	51	12	49

и племенную специфичность вида (Комаров, 1940) как системы особей (популяций). В рамках этой племенной специфичности вид распадается (дифференцируется) на экоэлементы, а последние группируются в устойчивые микросочетания (синэкоэлементы) и занимают специфическую для них экологическую нишу внутри фитоценоза. Поясним это некоторыми примерами. Вейник наземный *Calamagrostis epigeios* Roth, обладая комплексом признаков общевидовой специфичности, обнаруживает широкую экологическую и фитоценотическую амплитуду; благодаря этому он имеет обширную область географического распространения. Однако согласно нашим данным (табл. 1 и 4), для каждой экологической ниши внутри различных фитоценозов характерны микросочетания синэкоэлементов этого растения со специфическими для них приспособлениями к засушливым местообитаниям. Учитывая, что водный фактор является одним из ведущих в эволюции растений фитоценозов засушливых местообитаний, мы при изучении эколого-физиологических свойств экоэлементов ориентировались на показатели интенсивности водообмена и степень выносливости растений к засухе (табл. 1—5). Изучение реакций растений на засуху, осуществленное П. А. Генкелем (1946, 1950, 1960) применительно к отдельным видам растений, позволило выявить следующие экологические группы растений. эвксерофиты, гемиксерофиты, суккуленты и пойкилоксерофиты. Нами (Колпиков, 1954а, 1957) была, кроме того, установлена еще одна группа ксерофитов, которую мы назвали стипаксерофитами.

Более детальное изучение эколого-физиологических свойств растений, входящих в состав фитоценоза (Колпиков, 1959, 1960а), проведенное применительно к условиям фитоценозов, обнаруживает, что внутри одного и того же вида имеются синэкоэлементы (микросочетания экоэлементов), которые приспосабливаются к среде разными путями (табл. 1—5), а поэтому пятна (заросли) таких особей (синэкоэлементов) занимают различные экологические ниши в фитоценозах. Например, на старых залежах в Каменной степи (Воронежская область), на косимой залежи 1885 г. в открытой степи нами обнаружены пятна *Calamagrostis epigeios* Roth, особи которого реагируют на засуху (по водному режиму) примерно так, как и некоторые стипаксерофиты (табл. 1). В то же время в фитоценозах на некосимых залежах обнаружены микросочетания экоэлементов этого растения, реагирующих на среду по мезоксерофильному и гигроксерофильному пути (табл. 1, 4). У других видов растений (табл. 1—5) нами

[1] Обозначения индекса соответствуют: 1-А — микропонижениям с глубокостолбчатыми солонцами слабосолонцеватыми; 4-А — микроплакорам с корковостолбчатыми солонцами; 2-А — микропонижениям с солончаковато-солонцеватыми сероземами; 4-Б — участочкам с тонкокорковыми солонцами; 5-Б — микропонижениям с солонцами солончаковатыми.

ТАБЛИЦА 4

Экспериментальные (синэколого-физиологические) данные о характере микросочетаний (синэкоэлементов) растений в фитоценозах субальпийского луга на плато Покун-сырт (совхоз «Горный», Ставропольский край, 1951—1952 гг.)

Характер синэкоэлементов (по водному режиму)	Растения	Ярус	Обилие по Друде	Физиологические показатели				
				коэффициент водообмена за 1 час	осмотическое давление (в атм.)	вязкость плазмы (по времени плазмолиза) (в мин.)	порог коагуляции плазмы (в °С)	прочность связи хлорофилла с белками (в %)
Мезогигрофильная группа.	*Calamagrostis silvatica* DC.	1	Cop.$_1$	3.1	12	15	42	35.3
	Agrostis alba L. . .	2	Sp.	2.7	11	14	41	36.9
	Zerna variegata (M. B.) Nevski	2	Cop.$_1$	2.4	10	14	42	39
Мезофильная группа.	*Phleum pratense* L.	1	Sp.	1.7	9	17	40	51
	Agrostis alba L. . .	3	Cop.$_2$	1.6	10	16	40	50
	Poa pratensis L. . .	3	Sp.	1.7	11	15	41	51
	Dactylis glomerata L.	1	Sp. gr.	1.9	12	18	42	53
	Geranium ibericum Cav.	2	Cop.$_1$	1.4	9	12	41	49
	Alchimilla pubescens M. B.	3	Cop.$_2$	1.6	10	14	42	47
	Ranunculus caucasicus M. B. . . .	2	Sp.	1.4	8	11	40	52
	Galium verum Scop.	4	Sol. gr.	1.9	14	15	42	43
Мезоксерофильная группа.	*Plantago saxatilis* M. B.	3	Sp. gr.	2.5	11	19	49	61
	Lotus corniculatus L.	3	Sp. gr.	2.9	14	21	50	57
	Cephalaria tatarica Schrad.	1	Un.	3.1	12	16	48	60

обнаружена та же особенность: способность особей образовывать устойчивые микросочетания из эколого-физиологически сходных (изореагентных) групп особей (синэкоэлементов).

Следует также отметить, что одну и ту же экологическую нишу в степном фитоценозе могут занимать и разные виды, но при этом особи (экоэлементы) будут иметь сходные реакции на ведущие факторы внешней среды. Например, *Kochia prostrata* Schrad. и *Artemisia maritima* var. *incana* Kell. — биологически разные виды из разных семейств, но у этих видов есть общие синэкоэлементы, которые реагируют на засуху по одинаковому эвксерофитному типу, а поэтому эколого-физиологически сходные особи (экоэлементы) у этих видов могут образовывать устойчивое микросочетание и занимать одну и ту же экологическую нишу в опустыненной степи (табл. 3 и 4).

Таким образом, из наших данных видно, что для условий засушливой степи можно рассматривать фитоценоз как систему микросочетаний синэкоэлементов. Эта система состоит из определенного ряда связанных как друг с другом синэкоэлементов растений (одного или разных видов), так и в виде единого комплекса с другими компонентами биогеоценоза. Саморегулирующим механизмом этой системы являются факторы внешней среды (в том числе биотические и фитоклиматические особенности каждой экологической ниши в отдельности). Чем шире «экологический объем местообитания» (по М. В. Маркову, 1958), тем шире «емкость» фитоценоза по количеству входящих в его состав микросочетаний синэкоэлементов (элементарных единиц) фитоценоза. При этом мы не можем разделить представление, что всегда чем выше видовая насыщенность фитоценоза, тем шире экологический объем местообитания. Так, например, общеизвестно, что субальпийские луга Кавказа отличаются повышенной видовой насыщенностью (Гроссгейм, 1948), но по водному режиму в условиях плато нередко все виды и их экоэлементы относятся преимущественно к мезофитам (табл. 4); в то же время в опустыненной степи в фитоценозах с низкой видовой насыщенностью мы обнаруживаем микросочетания синэкоэлементов, относящихся к нескольким экологическим (по водному режиму) группам растений (табл. 2, 3). Следовательно, видовое богатство само по себе не отражает полностью экологический объем местообитания фитоценоза. В этой связи, как следует из наших данных, необходимо углубить дальнейшее изучение экологического объема

ТАБЛИЦА 5

Некоторые эколого-физиологические особенности искусственных сочетаний экоэлементов растений кукурузы с другими культурами (посев в гнезда калиброванными семенами и некалиброванными. Опыт 1959 г. Ботанический сад Ставропольского педагогического института). Определения 20—25 VII

Культура (опыт — посев экоэлементов калиброванными семенами; контроль — некалиброванными)	Вариант гнезда	Высота растения в момент определения физиологических показателей (в см)	Физиологические показатели (20—25 VII)			
			коэффициент водообмена за 1 час	осмотическое давление (в атм.)	эластичность плазмы (по П. А. Генкелю)	порог коагуляции плазмы (в °С)
Кукуруза 'Одесская 10' (опыт).	70×70 (три растения).	210	3.1	19	73	59
		207	2.9	18	69	59
		197	3.2	20	65	58
Кукуруза 'Одесская 10' (контроль).	70×70 (три растения).	233	2.7	18	63	56
		157	1.2	14	37	54
		103	0.8	10	33	50
Кукуруза 'Одесская 10'+'Грушевская'+'Миннезота 13' (контроль).	70×70 (по одному растению каждого сорта).	93	0.5	9	29	51
		177	3.9	23	103	59
		139	1.9	17	57	55
Кукуруза 'Грушевская+сорго'+сорго 'Ставропольское 98' (опыт).	70×70 (два растения кукурузы+три растения сорго).	181 (к.)	2.5	21	87	57
		173 (к.)	2.1	23	77	55
		210 (с.)	1.9	22	43	56
		201 (с.)	2.1	23	39	55
		193 (с.)	1.7	19	33	54
Кукуруза 'Грушевская'+сорго 'Ставропольское 98' (контроль).	70×70 (два растения кукурузы+три растения сорго).	175 (к.)	3.5	27	93	57
		169 (к.)	2.7	23	83	56
		215 (с.)	2.5	25	56	57
		110 (с.)	1.3	14	31	51
		87 (с.)	0.9	12	34	52
Кукуруза 'Одесская 10'+суданская трава Днепропетровская 876 (опыт).	70×70 (два растения кукурузы+три растения суданской травы).	247 (к.)	3.7	21	77	60
		219 (к.)	2.8	19	69	59
		229 (с. т.)	2.1	21	61	57
		255 (с. т.)	2.7	22	69	58
		217 (с. т.)	1.9	20	68	55
Кукуруза 'Одесская 10'+суданская трава (контроль).	То же.	237 (к.)	2.7	20	65	59
		169 (к.)	1.8	17	57	57
		201 (с.)	2.3	19	59	58
		101 (с.)	0.9	12	33	55
		63 (с.)	0.5	14	29	56

Примечание. к. — кукуруза; с. — сорго; т. — тимофеевка.

местообитания в направлении выяснения эколого-физиологических свойств у всех экоэлементов (как одного, так и разных видов), входящих в состав конкретного фитоценоза; в сложении фитоценоза как целого важное значение имеет общее количество микросочетаний синэкоэлементов и соответствующее им общее количество экологических ниш внутри фитоценоза; это, по существу, и характеризует общий экологический объем местообитания, но точное выполнение такого количественного учета экоэлементов и их микросочетаний сопряженно, естественно, с большими методическими затруднениями. Кроме того, необходимо принимать во внимание, что особи (экоэлементы) одного и того же вида могут быть настолько экологически неоднозначны, что их синэкоэлементы будут находиться в различных фитоценозах и соответственно занимать специфические для них экологические ниши (табл. 1).

Когда для нас стала более определенно вырисовываться закономерность становления естественного фитоценоза как динамической совокупности (системы) микросочетаний синэкоэлементов, то естественно возникла потребность экспериментально

изучить это явление в условиях агрофитоценозов (Колпиков, 1955б, 1960а, 1960б. и др.). Так же как и вид, разновидность или сорт культурного растения заключает в себе различные агроэкотипы и экоэлементы (Константинов, 1946), но мы не знаем всего того разнообразия микросред (агрофонов), на базе которых исторически складывались агроэкотипы и экоэлементы внутри различных видов *сельхозрастений* В агрономии установился взгляд, что предками многих современных полевых культур были многолетники (Жуковский, 1950; Бахтеев, 1960), однако земледелие стало наиболее производительным в степных условиях с момента перехода к возделыванию однолетних культур. Это объясняется, на наш взгляд, тем, что экологическая амплитуда однолетника реализуется через разнокачественность семян. Но внутри конкретного сорта и особенно у агроэкотипа эта разнокачественность семян выражена слабее, чем у вида в целом. Земледельцы давно подметили эту особенность и путем тщательной сортировки семян по удельному весу (отвевание фракции с помощью ветра) добивались настолько высокой выровненности семян, что практически на поле высевался агроэкотип сорта с экологически сходными особями (синэкоэлементами). Принимая во внимание, что плуг и другие орудия выравнивают комплексность верхних горизонтов почвы на поле, создавалась единая экониша (агрофон) для синэкоэлементов культурного растения; тем самым достигался одновременный темп роста и развития эколого-физиологически сходных особей (синэкоэлементов). Вот почему на госсортучастках, где добиваются наибольшей выровненности условий агрофона и сортовой чистоты посевного материала, урожаи культур более высоки по сравнению с производственными посевами того же сорта, где в силу неоднородности агрофона и разнокачественности семян может возникнуть сильная дифференциация особей в посеве по темпам роста, развития и фитоценотическим показателям.

Исходя в наших опытах (табл. 5) из подобных представлений, мы особое внимание уделяли предпосевной биологической калибровке семян. Семена с одной и той же особи (колоса, початка, метелки и т. п.) тщательно подразделялись на фракции по удельному весу, размеру, всхожести, энергии прорастания и другим показателям. К тому же на самом поле мы производили сбор семян только с тех особей, у которых эколого-физиологическими методами (табл. 1—5) обнаруживалось наличие интересующих нас свойств. Из наших опытов следует, что гнездовой посев кукурузы с другими растениями и в чистых посевах более эффективен в том случае, если в каждом гнезде сочетаются эколого-физиологически сходные особи как одной, так и разных культур (табл. 5) применительно к каждому ярусу (т. е. с учетом средообразующей роли самих компонентов культур).

В связи с этим нам представляется актуальной постановка вопроса о необходимости разработки методов выявления синэкоэлементов растений в фитоценозах по характеру их типовых путей приспособления к ведущим в данных условиях факторам внешней среды. Дело в том, что не всегда экоэлемент можно дифференцировать по морфологическим признакам (Синская, 1948). Наиболее надежны признаки эколого-физиологические, устанавливаемые экспериментально в условиях фитоценоза. Мы ведем исследования в этом направлении, и предложенные нами методы (Колпиков, 1954а, 1960а, 1960б; Колпиков и Тетерин 1958, 1960, 1961) могут быть использованы для эколого-физиологической дифференциации микросочетаний синэкоэлементов в фитоценозе. Очень эффективным должен оказаться и метод оценки экоэлементов по характеру приспособлений для активного внеустьичного саморегулирования газо- и водообмена растений в условиях фитоценоза (Колпиков, 1960б). Более широкое применение должны иметь методы П. А. Генкеля (1946, 1949, 1956 и др.), А. А. Шахова (1956) по изучению физиологии выносливости растений к засухе, засолению почвы и другим неблагоприятным факторам.

В заключение мы должны отметить, что указанные нами выше особенности фитоценоза как динамической совокупности (системы) микросочетаний синэкоэлементов из одного и разных видов не исключают специфики фитоценоза как очень сложного целого и сущность взаимодействия между всеми компонентами биогеоценоза безусловно подлежит дальнейшему изучению. Но мы полагаем, что наши данные уже позволяют утверждать, что проблема внутривидовых и межвидовых взаимоотношений растений в условиях фитоценоза должна разрешаться и с учетом *взаимоотношений особей* (экоэлементов). Так, в процессе наших исследований (Колпиков, 1954а, 1954б, 1955а, 1955б, 1959 и др.) установлено, что если экоэлементы одного или разных видов имеют сходные эколого-биологические и эколого-физиологические свойства по характеру реакции на ведущие факторы среды конкретной экологической ниши, то особи такого сочетания растений взаимно благоприятствуют друг другу. При условии наличия достаточной площади питания для них они успешно растут и развиваются совместно. Но если сочетаются эколого-физиологически разные особи (экоэлементы) как одного, так и разных видов в одной и той же экологической нише, то в этом случае особи взаимно не благоприятствуют друг другу; такое сочетание в конечном итоге будет развиваться по пути выпадения из него не соответствующих данной эконише особей и более пышному росту и развитию тех особей, которые наиболее приспособлены к условиям данной конкретной экологической ниши. В наших опытах (табл. 5) разные сорта кукурузы при совместном их выращивании менее благоприятствуют друг другу в сравнении с сочетанием изореагентных особей (экоэлементов) сорго и кукурузы.

При экспериментальном изучении растений фитоценозов за элементарную часть фитоценоза, на наш взгляд, должна быть взята особь (экоэлемент) и микросочетания особей как одного, так и разных видов (синэкоэлементы). Между тем до последнего времени основным объектом детального изучения фитоценозов признаются виды и их взаимоотношения. Так, Эшби (Ashby, 1948 г.) пишет: «Как только от простого обследования растительного сообщества переходят к его анализу, необходимо все внимание сосредоточить на отдельных видах» (цитировано по Понятовской, 1958). Таким образом, на основании полученных нами данных возникает возможность по-новому поставить вопрос об элементарной части фитоценоза, что, несомненно, на наш взгляд может обеспечить получение в ближайшее время новых теоретических обобщений и важных практических выводов для более эффективного использования методов геоботаники в сельском хозяйстве.

Литература

Алехин В. В. (1936). Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. бот., 5, 3. — Бахтеев Ф. Х. (1960). Очерки по истории и географии важнейших культурных растений. — Генкель П. А. (1946). Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиолог. раст., 5, 1. — Генкель П. А. (1949). О причинах засухоустойчивости некоторых ксерофитов и галофитов. Бот. журн., 5. — Генкель П. А. (1950). Физиология адаптации растений к засолению. В сб.: Проблемы ботаники, I. — Генкель П. А. (1956). Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения. Методические указания. — Генкель П. А. (1960). Современное состояние проблемы засухоустойчивости растений и дальнейшие пути ее изучения. В сб.: Физиология устойчивости растений. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Жуковский П. М. (1950). Культурные растения и их сородичи. — Келлер Б. А. (1950). Избранные сочинения. — Колпиков Д. И. (1954а). Физиолого-экологическое изучение водного режима и засухоустойчивости кормовых растений старозалежных и целинных земель в засушливой степи. — Колпиков Д. И. (1954б). К вопросу о влиянии выжигания травостоя на качество горных лугов и пастбищ Ставрополья. Тр. Ставроп. СХИ, VI. — Колпиков Д. И. (1955а). Кормовые растения Черных земель Ставрополья в связи с изучением сезонных особенностей их водного режима. В сб.: Материалы по изуч. Ставроп. края, VII. — Колпиков Д. И. (1955б). О смешанных посевах просовидных злаков. Земледелие, 5. — Колпиков Д. И. (1956). Новые данные о водном режиме кормовых растений целинных земель Ставрополья. Тр. Ставроп. СХИ, 8. — Колпиков Д. И. (1956а). О физиолого-экологических различиях кормовых растений Бурунных земель Ставрополья. Тр. Ставроп. СХИ, VII. — Колпиков Д. И. (1956б). К вопросу о причинах преждевременного «выгорания» от засухи травостоев кормовых угодий в засушливых районах Ставрополья. В сб.: Материалы по изуч. Ставроп. края, 8. — Колпиков Д. И. (1957). Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов. В сб.: Памяти акад. Н. А. Максимова. — Колпиков Д. И. (1959). О эколого-физиологических различиях в реагировании на засуху микросочетаний растений Приманычских земель Ставропольского края. Тр. Ставроп. пединст., 18. — Колпиков Д. И. (1960а). О некоторых особенностях реагирования на засуху растений в условиях фитоценозов засушливой степи. В сб.: Физиология устойчивости растений. — Колпиков Д. И. (1960б). К вопросу о механизме внеустьичного саморегулирования газообмена у наземных высших растений. Рефераты н.-и. работ Ставроп. пединститута за 1958—1959 гг., II. — Колпиков Д. И. и А. Л. Казинцев. (1960). О характере взаимосвязи между почвой и растительностью на сенокосах и пастбищах Черных земель. Тр. Ставроп. СХИ, IX. — Колпиков Д. И. и П. П. Тетерин. (1958). Изучение интенсивности водообмена в полевых условиях с помощью весов и влагомера. Физиология растений, 5, 2. — Колпиков Д. И. и П. П. Тетерин. (1960). К методике изучения способности растения переносить завядание. Физиолог. раст., 7, 5. — Колпиков Д. И. и П. П. Тетерин. (1961). К методике изучения скорости водообмена (суммарного расхода воды почвой и растением) в полевых и лабораторных условиях. Физиолог. раст., 8, 1. — Комаров В. Л. (1940). Учение о виде у растений. — Константинов П. Н. (1946). О подопытном растении. — Марков М. В. (1958). О доминантах фитоценоза по работам советских геоботаников. Бот. журн., 4. — Понятовская В. М. (1958). О методике изучения структуры растительных сообществ. Бот. журн., 4. — Работнов Т. А. (1950). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В сб.: Проблемы ботаники, I. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Сукачев В. Н. (1950). О некоторых основных вопросах фитоценологии. В сб.: Проблемы ботаники, I. — Сукачев В. Н. (1961). О лесных комплексных биогеоценотических исследованиях. Тр. лабор. лесовед., 2, 1. — Шахов А. А. (1956). Солеустойчивость растений.

Ставропольский государственный
педагогический институт,
г. Ставрополь.

(Получено 4 X 1961).

(612.26+577/153.3) 576.311 : 582.736.739 : 546.41

Т. М. Бушуева, О. А. Семихатова, Э. П. Берс

ДЫХАНИЕ И ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ У МИТОХОНДРИЙ ИЗ ПРОРОСТКОВ ГОРОХА, ВЫРАЩЕННЫХ ПРИ РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ПИТАНИЯ КАЛЬЦИЕМ

Кальций является одним из важнейших элементов корневого питания растений. Отсутствие кальция в окружающей среде ведет к остановке роста и гибели растений. Кальций непосредственно участвует в жизни клетки, и в то же время концентрация его в почве или питательном растворе является фактором, регулирующим поступление в растение других ионов. Однако, несмотря на совершенно очевидную необходимость кальция для нормальной жизнедеятельности растений, физиологическая роль его недостаточно ясна.

В последние годы функции минеральных элементов, и в частности кальция, исследуются на субклеточном уровне. Анализ выделенных из клетки структурных элементов показывает, что кальций присутствует во всех органеллах клетки — ядре (Mazia, 1954), хлоропластах (Рабинович, 1951; Stocking a. Ongun, 1962), митохондриях (Mertz, 1961), рибосомах (Bonner, 1959, и др.).

Недостаток кальция в питательной среде ведет к аномальному редукционному делению (Steffenson, 1955; Hyde a. Paliwal, 1958), изменению свойств поверхностных слоев плазмы (Гейльбрун, 1956), нарушению ее относительной непроницаемости, легкому вымыванию солей из клетки (Laties, 1959). Об этих нарушениях свидетельствуют как данные электронной микроскопии, так и биохимическое изучение выделенных из клетки органелл.

В работах Флорелла (Florell, 1956, 1957) и Линдблад (Lindblad, 1959) показано, что кальций является необходимым элементом для формирования митохондрий и поддержания их стабильности. В опытах указанных авторов при недостатке кальция вес фракции митохондрий оказывался резко сниженным по сравнению с весом этой же фракции из корней проростков пшеницы, выращенных в условиях полного питания. Но никаких биохимических нарушений в митохондриях авторы не обнаружили. В наших опытах с проростками гороха (Бушуева, 1961) отсутствие кальция в питательном растворе вело к тому, что вес фракции митохондрий оказывался сниженным по сравнению с весом митохондрий из контрольных растений, выращенных в присутствии кальция. Мы наблюдали, кроме того, значительные изменения содержания в митохондриях воднорастворимого кальция и кальция, связанного с белком. При недостатке кальция в питательном растворе оказывалось сниженным как его содержание в водной вытяжке, так и в белке митохондрий.

При недостатке кальция уменьшается содержание белкового азота в митохондриях и возрастает процент веществ, переходящих в водную вытяжку (Бушуева, Берс, Соловьева, неопубликованные данные). Очевидно, при недостатке кальция изменяется не только количество митохондрий в клетке (вернее их масса), но до некоторой степени и их состав.

Встает вопрос, как эти изменения скажутся на биохимических функциях митохондрий? Как известно, основные функции их — окисление органических кислот в цикле Кребса, перенос электронов в дыхательной цепи и сопряженное с ним фосфорилирование. В настоящей работе мы и поставили перед собой задачу изучить, как влияют измененные условия питания кальцием и, следовательно, измененный химический состав митохондрий на окисление и фосфорилирование в препаратах митохондрий.

Опыты проводились с 7—14-дневными проростками гороха (сорт 'Зеленый ранний'), выращенными в водной культуре в 4-литровых кюветах при искусственном освещении люминесцентными лампами (освещенность на уровне кювет 5000—6000 люкс). Использовался питательный раствор Хоглэнда. Контрольным растениям кальций давался в питательный раствор в виде гипса (0.25 г/л), pH раствора составлял 5.8—6.0.

Опыты по окислительному фосфорилированию проводились с надземной массой растений без расчленения на стебли и листья.

Выделение митохондрий проводилось по методике, описанной И. М. Мосоловой и Н. М. Сисакяном (1961) с теми небольшими изменениями, которые указаны в нашей предыдущей работе (Семихатова и Бушуева, 1963).

Все операции по выделению митохондрий выполнялись в холодной комнате при температуре около 0°. Материал растирался в ступке из органического стекла в среде, содержащей сахарозу — 0.3 М, трилон Б — 0.005 М, трис-HCl буфер — 0.2 М, pH среды равнялся 7.3. Препараты митохондрий выделялись при центрифугировании в центрифуге с охлаждением марки Lh=412, при 14 000 *g*, а после отделения хлоропластов при 4000 *g*.

Полученный препарат мы в дальнейшем будем называть митохондриями, хотя при этом необходимо помнить, что он сильно загрязнен гранами хлоропластов.

Митохондрии отмывались один раз в среде, содержащей сахарозу (0.3 М) и трис буфер (0.1 М, pH — 7.3) и ресуспендировались в той же среде с помощью стеклянного гомогенизатора.

2 мл суспензии митохондрий переносились в сосудики Варбурга (имеющие константу, близкую к 1) с предварительно налитой инкубационной смесью. Конечный объем суспензии 3.1 мл. Суспензия митохондрий и инкубационная смесь в каждом сосудике содержали: препарат митохондрий с 0.5—1.0 мг белкового азота, сахарозу — 600μM, трис-HCl буфер — 200 μM (pH — 7.3), глюкозу — 150μM, сульфат магния — 3 μM, янтарнокислый калий — 60 μM, фосфат калия двузамещенный—20 μM, адениловую кислоту — 3μM, аденозинтрифосфат — 1 μM, гексокиназу — 0.2 мг и фторид натрия — 30 μM.

Дыхание митохондрий определялось манометрически. В трех параллельных пробах измерялось дыхание за счет сукцината, в других трех параллельных пробах — эндогенное дыхание — поглощение кислорода в отсутствии сукцината. Опыт проводился в течение 40 минут при 20°.

Фосфорилирование определялось по разнице в содержании неорганического фосфата в начальный момент опыта — после выравнивания температуры сосудиков и термостатной ванны прибора (когда закрывались краны у манометров) и после экспозиции, равной 40 минутам.

Материал фиксировался холодной трихлоруксусной кислотой (конечная концентрация 5%). Белок отделялся центрифугированием и азот белка определялся по микрометоду Кьельдаля. В надосадочной жидкости определялось содержание неорганического фосфата по методу Аллена на фотоэлектроколориметре ФЭК-Н-57. Количество поглощенного кислорода рассчитывалось в микрограмматомах, а количество поглощенного фосфата — в микромолях. Все расчеты проводились на 1 мг белкового азота. Характеризующий эффективность дыхания коэффициент P/O вычислялся как обычно:

$$\frac{\text{(количество неорганического P в исходной пробе — количество неорганического P в конце экспозиции) μMP}}{\text{(общее дыхание препарата—эндогенное дыхание) μAO}}$$

Результаты опытов сведены в таблицу. Из данных таблицы видно, что как поглощение кислорода при окислении сукцината, так и фосфорилирование у контрольных проростков довольно значительно варьируют от опыта к опыту. Поэтому следует сравнивать данные опытных вариантов с контролем, взятым одновременно.

Дыхание и фосфорилирование в препаратах митохондрий из гороха, выращенного на питательном растворе с кальцием и без кальция (дыхание и фосфорилирование выражены в μAO и μMP на 1 мг белкового азота за 40 минут)

№ опыта	Продолжительность выращивания на опытных растворах (дней)	Дыхание						Эстерифицировано P		P/O[2]	
		общее		эндогенное		за счет сукцината					
		−Ca	+Ca	−Ca	+Ca	−Ca	+Ca	−Ca	+Ca	−Ca	+Ca
58	4	6.0	6.0	1.0	1.0	5.0	5.0	Нет	3.0	0.0	0.6±0.10
46	7	5.2	3.2	2.8	1.6	2.4	1.6	Нет	1.8	0.0	1.1±0.10
54	7	9.1	6.2	1.8	0.8	7.3	5.4	3.2	7.0	0.4±0.08	1.3±0.16
45	7	—[1]	—	—	—	—	—	—	—	0.4±0.01	1.4±0.10
37	10	12.7	4.7	1.6	0.8	11.1	3.9	6.9	3.7	0.6±0.05	0.9±0.16
41	10	12.0	7.4	1.2	0.9	10.8	4.3	8.6	6.2	0.8	1.4±0.03
43	10	18.0	5.1	3.2	1.8	14.8	3.3	9.4	5.3	0.6±0.02	1.6±0.20
50	10	8.0	2.9	1.6	1.1	6.4	1.8	5.4	2.7	0.8±0.18	1.5±0.20
52	12	9.0	4.2	4.8	2.0	4.2	2.2	1.7	4.3	0.4±0.09	1.9±0.20

У проростков небольшого возраста, находившихся на растворе без кальция недолго, интенсивность дыхания оказывается примерно одинаковой как в контроле, так и при недостатке кальция. При дальнейшем росте растений, страдающих от недостатка кальция, препараты их митохондрий окисляют сукцинат значительно более

[1] Нет данных по содержанию белкового азота в пробах.

[2] O — разность между общим и эндогенным дыханием.

интенсивно, чем митохондрии, выделенные из проростков, выращенных на полном питательном растворе. Поглощение кислорода при этом возрастает примерно в 2—4 раза по сравнению с соответствующим контролем.

Поглощение кислорода за счет эндогенных субстратов (эндогенное дыхание) было почти во всех опытах небольшим по сравнению с общим дыханием и несколько усиливалось у препаратов митохондрий, выделенных из проростков, страдающих от недостатка кальция.

Таким образом, при резких признаках голодания растений по кальцию, возникающих при выдерживании растений на растворах без кальция более одной недели, у выделенных митохондрий наблюдается сильное возрастание дыхания за счет сукцината.

При отсутствии субстрата (сукцината) в среде убыли неорганического фосфата почти не происходило; его нельзя было обнаружить применяемыми нами методами.

Связывание неорганического фосфата в присутствии сукцината идет за счет фосфорилирования, сопряженного с окислением сукцината. Возможность уменьшения количества неорганического фосфора в среде за счет адсорбции на митохондриальных мембранах исключена, так как мы учитывали связывание фосфата только с момента, когда температурное равновесие в сосудиках было достигнуто, т. е. тогда, когда процесс адсорбции, протекающий быстро, уже должен был закончиться, если он и имел место.

Фосфорилирование за счет окисления сукцината, так же как и дыхание, значительно колебалось от опыта к опыту. Как видно из приведенной таблицы, у молодых проростков (в возрасте до 7 дней), дыхание которых близко к контролю, фосфорилирование либо оказывается очень низким, либо совсем не обнаруживается (опыты 58, 46, 54, 45). Когда дыхание проростков, выращенных в отсутствие кальция, сильно повышено, фосфорилирование может быть также выше, чем в контроле (опыт 37, 41, 43, 50). Однако эффективность дыхания — отношение количества эстерифицированного фосфата к поглощенному кислороду (P/O) во всех случаях оказывается сниженной. Ни в одном случае эффективность дыхания не была одинаковой в опыте и в контроле.

У проростков, испытывавших кальциевое голодание в течение 12 дней, когда уже отмирали точки роста и растения были крайне угнетены, наблюдалось резкое снижение абсолютного количества поглощенного фосфата и низкое P/O, хотя дыхание было повышенным по сравнению с контролем.

Как объяснить эти результаты? Прежде всего встает вопрос о том, является ли кальций непосредственным регулятором реакции фосфорилирования при окислении сукцината или действие кальция не прямое?

Чтобы ответить на это, следует вспомнить, что магний и калий в ионной форме совершенно необходимы как кофакторы в фосфорилировании. В то же время ряд данных (Lehninger, 1950; Slater a. Cleland, 1953) говорит за то, что кальций в ионной форме ингибирует фосфорилирование. Поэтому в опытах по фосфорилированию обязательно вводят в среду ионы калия и магния и никогда не вводят ионы кальция. Более того, эндогенный кальций в ионной форме удаляется при изолировании митохондрий с помощью связывания его в комплекс с этилендиаминотетрацетатом (ЭДТА). В наших опытах не изучалось действие иона кальция. И в опытном, и в контрольном варианте ионный кальций отмывался, так как в состав среды для выделения структур входил ЭДТА. Поэтому мы должны говорить только о влиянии условий кальциевого питания на формирование аппарата, осуществляющего фосфорилирование в дыхательной цепи, т. е. митохондрий. Как известно, фосфорилирование происходит в мембранах митохондрий, и наблюдаемые результаты связаны, по-видимому, с влиянием недостатка кальция на их структуру.

При недлительном голодании растений по кальцию (от 4 до 7 дней) не наблюдается существенных изменений в интенсивности дыхания митохондрий, в то же время фосфорилирование подавлено.

Это разобщение дыхания и фосфорилирования, вероятно, связано с изменением физических свойств мембран митохондрий или митохондрий в целом. Исходя из того факта, что отсутствие кальция вызывает повышение гидрофильности протоплазмы, можно предположить, что при недостатке его происходит также ненормальное набухание митохондрий.

По-видимому, в начале кальциевого голодания не нарушается способность митохондрий к фосфорилированию, но вследствие их набухания затрудняется доступ неорганического фосфата во внутренние части мембраны, что является необходимым условием фосфорилирования (Скулачев, 1962). О том, что разобщение дыхания и фосфорилирования на этой фазе голодания не является следствием подавления способности к фосфорилированию свидетельствует тот факт, что при более длительном голодании наступает резкое усиление фосфорилирования. Нам кажется, что это наступающее позднее повышение интенсивности поглощения неорганического фосфата и одновременное усиление дыхания связано уже с нарушением целостности мембран митохондрий.

Об этом говорят приведенные Мариносом (Marinos, 1962) электронные микрофотографии митохондрий точек роста ячменя, выращенного при недостатке кальция

в питательном растворе; следствием недостатка кальция являются разрывы мембран митохондрий и нарушения в структуре мембран.

Вероятно, и в наших опытах при сильно выраженном голодании по кальцию повышенная активность дыхания и фосфорилирования связана с легким проникновением субстрата в поврежденные митохондрии. Сниженное при этом отношение P/O объясняется, по-видимому, тем, что происходит не только разрыв мембран, но и расслоение их. Расслоение мембран при недостатке кальция может быть объяснено тем, что кальций входит в состав фосфатидов (Chibnall a. Channon, 1929). Поэтому естественно предположить, что при недостатке кальция нарушается целостность липоидного слоя мембраны и происходит ее расслоение. Для фосфорилирования же необходимо наличие двойных мембран (Грин, 1961).

При дальнейшем голодании по кальцию и начинающемся отмирании точек роста разрушение митохондриального аппарата клетки усиливается, резко падает абсолютное количество эстерифицированного фосфата и еще более эффективность дыхания.

Таким образом, приведенные опытные данные позволяют сделать вывод, что кальций является необходимым элементом для нормального функционирования митохондрий высших растений. Отсутствие кальция в питательном растворе, влияя на структуру митохондрий, понижает энергетическую эффективность дыхания. Однако это действие недостатка кальция вряд ли является единственным и определяющим все остальные признаки голодания растений по кальцию.

Литература

Бушуева Т. М. (1961). Формы соединений кальция в растениях и его влияние на некоторые физиолого-биохимические процессы. Тез. докл. конф.: Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. — Гейльбрун Л. (1956). Динамика живой протоплазмы. — Грин Д. (1961). Структура и функции субклеточных частиц. Тр. V Международн. биохим. конгресса. — Мосолова И. М. и Н. М. Сисакян. (1961). Об условиях выделения митохондрий из растительной клетки. Биохим., 26, 3. — Рабинович Е. (1951). Фотосинтез, 1. — Семихатова О. А. и Т. М. Бушуева. (1963). О влиянии температуры на окислительное фосфорилирование препаратов митохондрий из гороха. ДАН СССР, 149, 4. — Скулачев В. А. (1962). Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. — Bonner J. (1959). Protein synthesis and the control of plant processes. Amer. Journ. Bot., 46, 1 : 58—62. — Chibnall A. C. a. H. Y. Channon. (1929). The ether soluble substances of cabbage leaves cytoplasm. VI. Summary and general conclusions. Biochem. Journ., 23, 2 : 176—184. — Florell C. (1956). The influence of calcium on root mitochondria. Physiolog. Plantarum, 9, 2 : 236—242. — Florell C. (1957). Calcium, mitochondria and anion uptake. Physiolog. Plantarum, 10, 4 : 781—790. — Hyde B. a. R. Paliwal. (1958). Studies on the role of cations in the structure and behavior of plant chromosomes. Amer. Journ. Bot., 45, 6 : 433—448. — Laties G. G. (1959). The developmental control of coexisting respiratory systems in slices of chicory. Archiv. Biochem. Biophys., 79, 2, : 378—385. — Lehninger A. L. (1950). Role of metal ions in enzyme systems. Physiolog. Rev., 30 : 3.— Lindblad K. J. (1959). The influence of growth conditions on the amount and ribonucleic content of wheat root mitochondria. Physiolog. Plantarum, 12, 2 : 400—411.— Marinos N. (1962). Studies on submicroscopic aspects of mineral deficiencies. I. Calcium deficiency in the shoot apex of barley. Amer. Journ. Bot., 49, 8 : 834—841. — Mazia D. (1954). The particulate organization of chromosome. Proc. Nat. Acad. Sci., 40 : 521—527. — Mertz D. J. (1961). Effect of EDTA on ion uptake and retention by the protoplasmic particulates. Physiolog. Plantarum, 14, 4 : 844—850. — Roiller Ch. (1960). Physiological and pathological changes in mitochondrial morphology. Intern. Rev. Cytolog., 9 : 227. — Slater E. C. a. K. W. Cleland. (1953). The effect of calcium on the respiratory and phosphorylative activities of heart muscle sarcosomes. Biochem. Journ., 55, 2 : 566—580. — Steffenson D. (1955). Breakage of chromosomes in Tradescancia grown with a calcium deficiency. Proc. Nat. Acad. Sci., 41 : 155—159. — Stocking C. R. a. A. Ongun. (1962). The intracellular distribution of some metallic elements in leaves. Amer. Journ. Bot., 49, 3 : 284—289.

Ленинградский
государственный университет
и Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.

(Получено 28 IV 1963)

582.949 : 632.51

Л. И. Васильева

ЗАНОСНОЕ СОРНОЕ РАСТЕНИЕ ШАЛФЕЙ ОТОГНУТЫЙ

С 1 рисунком

В 1928 г. было опубликовано сообщение Б. А. Федченко о новом для флоры СССР растении из семейства Губоцветных, найденном в 1927 г. на поле в окрестностях г. Харькова в качестве сорного. Единственный экземпляр этого растения, полученный Федченко для определения от Харьковской областной опытной станции, был собран в стадии плодоношения и не имел цветков. Федченко отнес его к североамериканскому виду *Salvia lanceifolia* Poir., отметив вместе с тем, что неполнота присланного материала (отсутствие цветков) не позволяет с достаточной уверенностью назвать это растение. Определение Федченко, как мы убедились недавно, оказалось близким к истине, с тою поправкой, что основным названием здесь является *Salvia reflexa* Hornem., а *S. lanceifolia* Poir. относится к числу его синонимов. Правильное название мы находим в отечественной ботанической литературе в Определителе растений УССР (Барбарич, 1950) и «Флоре» УССР (Клоков, 1960). Однако поскольку упомянутое растение никогда более не отмечалось ни в Харьковской области, ни в других местах Советского Союза, авторы обработок рода *Salvia* — А. И. Барбарич (1950), Е. Г. Победимова (1954) и М. В. Клоков (1960), не сочли возможным включить этот вид в состав нашей флоры и ограничились лишь кратким упоминанием об единственной находке его под Харьковом, основанным на заметке Федченко (1928).

В 1962 г. Центральная карантинная лаборатория Министерства сельского хозяйства СССР обратилась в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР с просьбой определить растение, ставшее заметным сорняком на Северном Кавказе. Неизвестное здесь прежде, это растение распространилось в последние годы на полях ряда районов Северного Кавказа. Поступившие в Гербарий для определения три экземпляра упомянутого сорного растения (два гербарных листа), собранные на полях одного из совхозов Минераловодского района Ставропольского края, имели наряду со зрелыми семянками довольно хорошо сохранившиеся цветки, благодаря чему представилось возможным точно установить название вида. Оказалось, что наши образцы принадлежат к тому же североамериканскому виду *Salvia reflexa* Hornem., к которому Федченко ранее отнес сорное растение из-под Харькова. Сравнение ставропольских образцов с типом *Salvia reflexa*, полученным нами из Копенгагена, а также просмотр имеющихся в Гербарии материалов по *S. reflexa* из Северной Америки, убедили нас в тождестве наших растений с североамериканским видом. Экземпляр, определенный Федченко, совершенно сходен с растениями из Ставрополья и с типом *S. reflexa*, и несомненно относится к названному виду, и лишь отсутствие у него не только цветков, но и семянок заставляет и нас с известной осторожностью говорить здесь о полном тождестве.

Уже после того, как настоящая заметка была написана, Я. И. Проханов любезно передал мне еще несколько экземпляров *S. reflexa*, присланных ему В. Г. Танфильевым для определения. Все они были собраны также в Ставропольском крае в 1960 г. в посевах близ г. Ставрополя, в окрестностях г. Минеральные Воды и на питомнике опытного хозяйства ВНИИОК в пос. Бешпагир Шпаковского района. По словам Проханова, именно Танфильев впервые обратил внимание на появление нового сорного растения на полях Ставрополья и занялся изучением его биологии в опытном хозяйстве ВНИИОК.

Salvia reflexa Hornem.,— шалфей отогнутый — относится к группе американских видов рода *Salvia*, выделенных Мёнхом (Moench, 1794) в самостоятельный род *Jungia*, рассматриваемый Брике (Briquet, 1897) в качестве подрода р. *Salvia*. Вид описан датским ботаником Хорнеманном (Hornemann, 1807) по экземплярам растений, выращенных из семян в Ботаническом саду в Копенгагене.

Как уже отмечалось, *S. reflexa* родом из Северной и отчасти из Центральной Америки (Fernald, 1950). Здесь этот вид распространен в Мексике, в западных, северо-западных и центральных районах США (от штатов Монтана, Юта и Аризона на западе до Иллинойса и Висконсина на востоке, и от Северной Дакоты на севере до Техаса и Мексики на юге). В пределах очерченного ареала шалфей отогнутый произрастает на сухих песчаных и щебнистых почвах степей, на склонах холмов. Интересно отметить, что на своей родине шалфей отогнутый встречается преимущественно в естественных фитоценозах и очень редко как сорное растение, во всяком случае не считается опасным засорителем полей (Johnson, 1952), но будучи занесен в страны Европы, в Австралию и Аргентину, является там уже не редким сорняком в посевах зерновых культур (Hegi, 1927; Dostal, 1958; Hansen, 1962). В особенности больших размеров засоренность посевов шалфеем отогнутым достигла в северо-западных районах Австралии в период 1946—1952 гг., причем было отмечено, что засорялись преимущественно яровые хлеба и в меньшей степени озимые (Johnson, 1952). Опасность *S. reflexa* как сорняка обусловливается тем, что семена его прорастают уже при небольшом увлажнении, а также способностью его обильно плодоносить и давать (в Австралии) несколько поколений за сезон. При этом даже небольшие

растеньица (5—6 см выс.) уже могут переходить к цветению и плодоношению. По данным, полученным в Австралии (Johnson, 1952; Williams et Hines, 1939) и Аргентине (Burkart, 1960), *S. reflexa* является ядовитым растением благодаря большому содержанию нитратов (до 5% сухого веса); поедание его овцами приводило животных к гибели от асфиксии вследствие развития метгемоглобинемии. Вместе с тем, шалфей отогнутый обладает и рядом полезных свойств — он известен как хороший медонос, имеет лекарственное значение как тоническое и вяжущее средство, используется в виде настоек при малярии и ревматизме (Moldenke, 1949).

В Советский Союз *S. reflexa* был впервые занесен в 1927 г. Вторичное появление шалфея отогнутого на наших полях на Северном Кавказе, вероятно, связано с новым завозом его из Америки вместе с зерном. По сообщению С. А. Котта (1953), во время Великой Отечественной войны в СССР поступало из США зерно, засоренное различными сорняками, в том числе и отсутствующими у нас. Среди них мог быть и *S. reflexa*. В настоящее время это сорное (у нас) растение обнаруживает ясную тенденцию ко все большему распространению и (как было отмечено выше) в некоторых районах уже является заметным засорителем полей. В связи с этим мы считаем полезным дать полное описание *S. reflexa*, поскольку такового в русской литературе еще не имеется.

Salvia reflexa Hornem. Enum. Pl. Hort. Hafn., I (1807) 34 per specim hortatum constituta est; typum vidi; Epling, Repert. sp. n. Beihefte, CX (1939) 102; Fernl. Gray's Manual Bot., ed. 8 (1950) 1235; Gleason, New Britt. and Br. Fl., III (1952) 166; Клоков, Фл. УРСР, IX (1960) 247. — *S. lanceolata* Brouss. App. Elench. Pl. hort. Monsp. (1805) 15, non Lamarck. — *S. lanceolata* Willd. Enum. Hort. Berol., I (1809) 37; Benth. Lab. gen. et sp. (1833) 248; Briq. Pflanzenfam., IV, 3a (1897) 278; Britt. and Br. III. Fl. (1898) 100; Rydb. Fl. prair. (1932) 690. — *S. lancifolia* Poir. Encycl. Suppl. V (1817) 49; Rob. and Fernl. Gray's Manual. Bot. ed. 7 (1908) 703; Britt. and. Br. ed. 6, III (1913) 130. — *S. aspidophylla* Roem. et Schult. Syst. Mant. I (1822) 206. — *S. trichostemmoides* Pursh, Fl. Am. Sept., I (1814) 19.— Ic.: Epling, op. cit. (1839) Pl. XIII, 28 A. — шалфей отогнутый (см. рисунок).

Однолетнее растение до 60 см высотой. Стебель прямой, четырехгранный, иногда простой, обычно почти от основания разветвленный, с 2—6 парами восходящих ветвей, также разветвленных, в нижней части негусто опушенный простыми, отогнутыми вниз и прижатыми многоклеточными волосками (из 2—3 (4) плоских члеников, лежащих большей частью в различных плоскостях), коротокостебельчатыми железками с мелкими головками и сидячими янтарными железками; средние и верхние междоузлия с таким же, но более густым опушением и в узлах с пучками длинных оттопыренных 4—7-клеточных волосков с широкими плоскими, лежащими в различных плоскостях члениками; в соцветии обильное опушение из 2—3-клеточных волосков, мелких и тонких, и большого количества сидячих и коротокостебельчатых железок.

Листья продолговатые, ланцетные или узколанцетные, 3—6 см дл., 0.3—0.8 см шир., на верхушке притупленные, при основании клиновидные, по краю расставленно тупошильчатые, густоресничатые, с обеих сторон усеянные янтарными сидячими железками, к которым на нижней стороне примешаны коротокостебельчатые железки с мелкими головками и многочисленные 2—3 (4)-членистые, отогнутые и прижатые волоски; черешки короче половины длины пластинки, с опушением таким же, как у листьев снизу. Прицветные листья нижние подобны стеблевым, а расположенные при ложных мутовках сидячие, ланцетные и широко ланцетные, удлиненно заостренные, короче чашечки, очень редко превышающие ее, опушенные так же, как и другие листья.

Соцветия на концах ветвей и стеблей, простые, кистевидные, из (8) 10—20 ложных мутовок, 2—6-цветковых, отстоящих друг от друга на расстоянии 7—15 (25) мм. Цветки на цветоножках 2—4 мм дл., вверх направленных, густо опушенных 2—3-членистыми загнутыми вверх, прижатыми волосками и сидячими железками. Чашечка трубчатая или колокольчатая, 4—6 (7) см дл., при плодах немного увеличивающаяся, почти до половины надрезанная на две губы, снаружи усеянная сидячими железками, особенно многочисленными в верхней половине, а кроме того, по краям и жилкам с 3—4-клеточными, загнутыми и прижатыми волосками; между жилками чашечка несет рассеянные короткие и торчащие волоски, внутри сверху она усажена редкими, короткими, торчащими волосками и сидячими железками; верхняя губа чашечки почти равная нижней губе, широкояйцевидная, коротко заостренная, цельная, с одним зубцом, с 5 жилками; нижняя губа двунадрезанная с двумя яйцевидными, коротко-шиловидно заостренными зубцами. Венчик голубой, 6—8 (9) мм дл., с трубкой, не выставляющейся из чашечки; верхняя губа 2.5—3 мм дл., прямая, слабо усеченная и выемчатая, опушенная по спинке и краю 2—3-членистыми согнутыми волосками и сидячими железками, внутри губа несет немногие сидячие железки; нижняя губа 5 мм дл., так же опушенная, с 3 лопастями: с полукруглой торчащей средней лопастью и двумя яйцевидными отогнутыми боковыми лопастями. Тычинки скрыты под верхней губой или немного выставляются, короче связника и прикреплены к нему под углом; связник по длине сросшийся, его переднее колено длиннее заднего, свободное, на конце расширенное, без дифференцированного переднего гнезда. Столбик выставляется из венчика; рыльце с двумя неодинаковыми лопастями, из которых задняя более длинная и шиловидная. Орешки 2—2.5 мм дл., светло-серые или желтоватые с коричневыми и оливково-коричневыми пятнами разнообразной формы, эллипсоидаль-



Salvia reflexa Hornem.

а — общий вид; *б* — цветок (увел. 5); *в* — тычинки (увел. 8).

ные, обратнояйцевидные, трехгранные, со слабо выпуклой спинной стороной и двугранной брюшной с закругленным ребром посредине. Цветет с мая по август; плодоносит с июня.

Приводим перечень известных нам местонахождений *Salvia reflexa* в СССР.

Украина, окрестности г. Харькова, в поле, 1927 г. Ставропольский край: Минеральные воды, 1960 г.; Минераловодский р-н, на поле совхоза им. Карла Маркса, 26 VII 1961 г.; Шпаковский р-н, Бешпагир, опытное хоз. ВНИИОК, в питомнике, 21 VI 1961 г., собрал В. Г. Танфильев (исходные семена собраны В. Коноковым близ станицы Темнолесской); г. Стрижамент, хутор Липовчанский, 23 VII 1960 г., собрал Ю. Дударь.

Литература

Барбарич А. І. (1950). Губоцвіті. Визначник рослин УРСР. — Клоков М. В. (1960). Родина Губоцвіті. — *Labiatae* Juss. Флора УРСР, IX. — Котт С. А. (1953). Карантинные сорные растения и борьба с ними. — Победимова Е. Г. (1954). Род *Salvia*. Флора СССР, XXI. — Федченко Б. А. (1928). *Salvia lanceifolia* Poir. на Украине. Изв. Главн. бот. сада СССР, XXVII, I. — Bentham G. (1833). *Labiatarum* genera et species. — Briquet J. (1897). *Labiatae*. Pflanzenfam. IV, 3a. — Britton N. and A. Brown. (1898, 1913). An Illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British possessions, III. — Broussonet P. M. A. (1805). Elenchus plantarum horti botanici Monspeliensis anno. Appendix. — Burkart A. (1960). Observaciones sobre des plantos en vias de naturalización en la Argentina. Darwiniana, 12. — Dostal J. (1958). Kl'íč kúplné květene ČSR. — Epling C. (1939). A Revision of *Salvia*, subgenus *Calosphace*. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte. CX. — Fernald M. L. (1950). Gray's Manual of Botany, ed. 8. — Gleason H. A. (1952). The new Britton and Brown Illustrated Flora of the Northeastern United States and adjacent Canada, III. — Hansen A. A. (1962). Noter om danske planter IV. Bidrag til Danmarks adventivflora. Bot. Tidsskrift, 58, 1—2. — Hegi G. (1929). Flora von Mitteleuropa V, 4. — Hornemann J. W. (1807). Enumeratio Plantarum Horti botanici Hafniensis, I. — Johnson A. (1952). Mint weed in the North-West. Agricult. Gaz. N. S. Wales, 63, 9. — Lamarck J. B. A. (1791). Illustration des generes, I. — Poiret J. L. M. et J. B. A. Lamarck. (1817). Encyclopedie methodique. Supplement, V. — Moench C. (1794). Methodus Plantas horti botanici et agri Marburgensis, a staminum situ describendi. — Moldenke H. N. (1949). American wild flowers. — Pursh F. (1914). Flora Americae Septentrionalis, I. — Roemer J. J. et J. A. Schultes. (1822). Mantissa in volumen primum systematis vegetabilium Caroli A Linne. — Robinson B. L. and M. L. Fernald. (1908). Gray's Manual of Botany, ed. 7. — Rydberg P. A. (1932). Flora of the prairies and plains of Central North America. — Willdenow K. L. (1809). Enumeratio plantarum. — Williams C. H. a. H. J. G. Hines. (1939). Toxity of *Salvia reflexa*. Nature, 144, 3637.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 11 II 1963).

633.3 : 581.144

В. А. Ширшов и С. С. Шаин

О ЯРУСНОЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИХ БОБОВЫХ

В селекционной работе с многолетними бобовыми травами, особенно с перекрестноопылителями, чрезвычайно важно сохранить растения родительских (исходных) форм в течение нескольких лет или же растения, отличающиеся теми или иными хозяйственно-полезными признаками. С этой целью часто прибегают к вегетативному размножению.

Исследователи, изучавшие способы и методы вегетативного размножения многолетних бобовых трав, как правило, считали, что клон (вегетативное потомство одного побега) состоит из растений, в равной степени обладающими свойствами, присущими материнской родоначальной форме; они не учитывали, что клон представляет собой совокупность растений выращенных из черенков с почками, взятыми с различных участков стебля.

Теоретическое положение мичуринского учения о наследственной неоднородности тела растения явилось основой для наших исследований по черенкованию многолетних бобовых трав.

Проведенные нами в 1957—1959 гг. опыты (Шаин, 1961а, 1961б) показали, что растения, полученные из различных черенков от одного стебля, различаются по времени образования генеративных органов, цветения и плодообразования. В этом сказалась генетическая разнокачественность почек в разных узлах стебля побега. Растения из черенков верхних ярусов раньше зацветали и плодоносили. Растения из черенков нижних ярусов зацветали значительно позже или в год черенкования не зацветали вовсе. Ускоренное развитие растений красного клевера из черенков с верхними стадийно старыми почками привело к тому, что они не образовывали приземных укороченных побегов и зимой погибали. Растения же, выросшие из черенков с нижними, стадийно молодыми почками стебля, образовывали розетки укороченных побегов и хорошо перезимовывали. Было также отмечено более интенсивное развитие вегетативных органов (кущение, побегообразование) у растений люцерны и лядвенца, выросших из черенков с самыми нижними почками стебля. У растений же, раньше зацветавших в год черенкования, в последующие годы отмечено менее интенсивное образование вегетативных органов.

В опытах установлено, что укорененные черенки с верхушечной и пазушными почками отличаются друг от друга в смысле готовности к цветению и плодообразованию, т. е. находятся на различных стадиях развития. Одним из факторов, определяющих стадийное состояние растений, является усвоение из внешней среды питательных элементов.

Известно, что в разные периоды развития растения предъявляют неодинаковые требования к факторам среды, в том числе и к элементам питания (Разумов и Феофанова, 1959; Буйкан, 1962, и др.).

Случаи плохой перезимовки черенковых растений, развившихся из верхних стадийно старых почек побега, и лучшей перезимовки растений, выросших из нижних стадийно молодых почек, явились предпосылкой к постановке опытов по изучению поступления и накопления фосфора и кальция у растений с использованием радиоактивных изотопов P^{32} и Ca^{45}.

Опыты (1960—1961 гг.) осуществлялись в августе и сентябре, в период подготовки растений к зимовке.

ТАБЛИЦА 1

Содержание P^{32} и сухого вещества в стадийно разнокачественных черенковых растениях клевера красного *Trifolium pratense* L. и люцерны пестрогибридной *Medicago eusativa* Sinsk.

Клон	Номера черенков снизу вверх по стеблю	Количество P^{32} в тыс. имп.-мин. на 1 г воздушно-сухого вещества	Содержание воздушно-сухого вещества (в %)
Клевер красный позднеспелый, сорт 'Московский 1' (опыт 1960 г.)			
I	1	51.0	17.5
	2	95.0	19.0
	3	124.4	17.2
	4	54.8	22.6
	5	48.9	25.6
	6	21.9	34.5
	7	2.5	52.4
	8	21.5	31.2
II	1	44.2	24.2
	2	79.5	19.6
	3	133.9	24.4
	4	47.8	28.7
	5	50.7	30.1
	6	37.5	34.2
	7	14.7	50.3
	8	11.7	65.1
	9	20.4	37.5
Клевер красный раннеспелый, сорт 'ВИК-7' (опыт 1961 г.)			
I	1	2.7	—
	2	3.7	—
	3	2.0	—
	4	0.2	—
	5	1.1	—
II	1	2.8	—
	2	5.1	—
	3	15.9	—
	4	2.2	—
	5	1.4	—
	6	2.1	—
Люцерна пестрогибридная, сорт 'Северная гибридная 69' (опыт 1961 г.)			
I	1	35.5	—
	2	61.6	—
	3	15.0	—
	4	13.8	—
	5	8.3	—
	6	3.2	—
	7	8.3	—
	8	2.6	—

Подготовка черенковых растений к опытам производилась в июне, в фазе начала бутонизации. Срезанные стебли мы разрезали по их длине на равные части. Каждый черенок имел один узел с листом и пазушной почкой или молодым побегом. Черенки высаживали в картонные стаканчики, набитые почвой. Укоренение черенков от одного стебля давало нам возможность вырастить несколько растений, различающихся между собой. Укорененные черенки каждого клона после отмывки корней высаживали в стеклянные кристаллизаторы, наполненные водопроводной водой. В каждый кристаллизатор мы вносили определенное количество солей, содержащих изотоп фосфора ($Na_2HP^{32}O_4$ или кальция $Ca^{45}Cl_2$).

После определенной (в каждом опыте) экспозиции, черенковые растения срезали, взвешивали и высушивали. Для определения радиоактивности в опытах 1960 г. исследуемые образцы приготавливались путем сжигания растительной массы в фарфоровых тиглях. Определялась радиоактивность в золе с последующим пересчетом на 1 г воздушно-сухого вещества. В 1961 г. образцы приготавливались путем растирания растительной массы с ацетоном. Полученный таким способом образец равномерно распределялся в чашечке для измерения бета-активности. Определение радиоактивности в образцах производилось с помощью торцового счетчика (Т-25, БФЛ), с толщиной слюды 1.2 мг/см^2 в свинцовом домике. В ряде случаев определялось процентное содержание сухого вещества.

Результаты опытов представлены в табл. 1, 2 и 3.

Опыты с клевером и люцерной проводились в 1960 и 1961 гг.

Один опыт был заложен 12 августа 1960 г. Удельная активность P^{32} составляла 8 μ Cu на 1 л воды. Экспозиция продолжалась 4 суток. В 1961 г. опыт был начат 3 августа; удельная активность P^{32} равнялась 20 μ Cu на 1 л воды, экспозиция длилась 3 суток (см. табл. 1).

Опыты с лядвенцом также проводились в 1960 и 1961 гг. Опыт 1960 г. был заложен 12 августа; удельная активность P^{32} составляла 8 μ Cu на 1 л воды, экспозиция 4 суток. В 1961 г. опыт был начат 2 сентября, удельная активность равнялась 20 μ Cu на 1 л воды, а экспозиция 7 суткам.

Рассматривая данные табл. 1 и 2, можно отметить, что наименьшее поглощение меченого фосфора отмечается у черенковых растений, раньше зацветавших в год черенкования, выросших из верхних стадийно старых почек стебля (6—8-х у I клона и 7—9-х почек у II клона клевера красного позднеспелого; 5—8-х у клона люцерны; 6—8-х у клонов лядвенца в опытах 1960 и 1961 гг. Наибольшее поглощение меченого фосфора наблюдалось у черенковых растений, поздно зацветающих в год черенкования либо не зацветающих вообще, выросших из самых нижних стадийно молодых почек стебля побега (1—5-х у клонов клевера красного позднеспелого; 1—3-х у кло-

ТАБЛИЦА 2

Содержание P^{32} и сухого вещества в стадийно разнокачественных черенковых растениях лядвенца рогатого *Lotus corniculatus* L, сорта 'Гибридный ВИК'

Клон	Номера черенков снизу вверх по стеблю	Количество P^{32} в тыс. имп.-мин. на 1 г воздушно-сухого вещества	Содержание абсолютно сухого вещества (в %)	Клон	Номера черенков снизу вверх по стеблю	Количество P^{32} в тыс. имп.-мин. на 1 г воздушно-сухого вещества	Содержание абсолютно сухого вещества (в %)
	Опыт 1960 г.						
I	1	37.0	16.7	II	2	441.7	20.3
	2	58.4	16.9		3	537.6	22.2
	3	33.4	17.7		4	280.9	26.0
	4	12.0	21.8		5	119.5	22.2
	5	25.2	19.0		6	6.9	42.9
	6	21.0	22.3		7	24.3	31.5
	7	14.5	22.1		8	57.0	28.0
	8	23.6	19.8		9	68.0	22.1
					10	229.8	22.6
	Опыт 1961 г.						
I	1	290.0	18.6	III	1	478.9	21.5
	2	280.9	18.9		2	370.2	21.5
	3	246.6	21.7		3	230.2	22.9
	4	373.5	21.0		4	477.5	22.1
	6	144.5	22.0		5	75.7	24.4
	7	13.4	26.7		6	113.2	26.1
	8	80.7	24.9		7	34.1	33.8
	9	36.4	22.5				
	10	269.3	16.6				

нов клевера красного раннеспелого; 1—2-х у клона люцерны пестрогибридной; 1—3-х у клона лядвенца рогатого в опыте 1960 г. и 1—5-х почек в опыте 1961 г.).

Эти факты дают нам основание высказать предположение о лучшем поглощении черенковыми растениями, выросшими из нижних почек стебля, элементов минерального питания; подобные данные являются косвенным подтверждением повышенной жизненности этих растений по сравнению с растениями, развившимися из черенков с верхними стадийно старыми почками.

Кроме того, наблюдается определенная зависимость между процентным содержанием сухого вещества в растениях и поглощением радиоактивного фосфора — меньшему содержанию сухого вещества соответствует повышенное поглощение P^{32}. Это, по-видимому, также связано со стадийным состоянием черенковых растений.

Ниже приводятся данные по распределению радиоактивного фосфора и кальция в надземных органах стадийно разнокачественных черенковых растений (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Распределение P^{32} и Ca^{45} в различных частях и органах стадийноразнокачественных черенковых растений клевера красного позднеспелого сорта 'Московский 1'
(в имп.-мин. на 1 г абсолютно сухого вещества)

Органы и части растений	P^{32}				Ca^{45}			
	1960		1961		1960		1961	
	нижние	верхние	нижние	верхние	нижние	верхние	нижние	верхние
Листья	187040	32160	149849	102040	5120	67	15924	1017
Черешки листьев .	446840	—	266962	—	14037	—	17118	—
Пазушные побеги .	—	52840	—	132987	—	340	—	2490
Головки (соцветия)	—	1560	—	4638	—	40	—	94

В опыте 1960 г. удельная активность P^{32} составляла 8 μ Cu на 1 л воды, а экспозиция — 7 суток; удельная активность Ca^{45} — 23 μ Cu на 1 л воды и экспозиция — 4 суток. В опыте 1961 г. удельная активность P^{32} была 20 μ Cu на 1 л воды, экспозиция — 3 суток; удельная активность Ca^{45} — 133 μ Cu на 1 л воды, экспозиция — 7 суток. Средние пробы для измерения радиоактивности приготавливали из 3—5 черенковых растений. Ввиду незначительных размеров черешков у растений из верхних черенков отдельно содержание P^{32} и Ca^{45} не определялось.

Исследование распределения фосфора и кальция в различных частях растений, выращенных из черенков, показало, что количество P^{32} и Ca^{45} больше у растений, выросших из нижних почек стебля. Наибольшее количество P^{32} и Ca^{45} накапливается в черешках листьев растений, имеющих вид розетки, выросших из нижних стадийномолодых почек.

Выводы

1. Поглощение фосфора и кальция черенковыми растениями, выращенными из стадийноразнокачественных почек стеблей клевера красного, люцерны пестрогибридной и лядвенца рогатого, оказалось неодинаковым. Наибольшее содержание P^{32} и Ca^{45} отмечено у черенковых растений, выросших из нижних, стадийномолодых почек, наименьшее — у растений, развившихся из верхних стадийностарых почек. Следовательно, поглощение радиоактивных изотопов P^{32} и Ca^{45} может характеризовать в какой-то мере стадийное состояние растений и их подготовку к перезимовке.

2. Растения, выращенные из нижних почек на стебле, содержат относительно меньше сухого вещества по сравнению с черенковыми растениями, полученными из верхних почек. Этот факт также указывает на различия в жизненности стадийноразнокачественных растений.

3. Отмечено неодинаковое содержание меченых фосфора и кальция в различных органах черенковых растений клевера красного позднеспелого.

Литература

Буйкан Д. (1962). Взаимосвязь между поглощением меченых макро- и микроэлементов и морозоустойчивостью кукурузы. Физиолог. раст., 9, 2. — Лысенко Т. Д. (1948). Агробиология. — Разумов В. И., Н. Д. Феофанова. (1959). Поглощение меченого фосфора сельскохозяйственными растениями в зависимости от их холодостойкости. Тр. II Женевск. конф. по примен. атомн. энерг. в мирн.

целях. Докл. советск. ученых, VI. — Шаин С. С. (1961а). Изучение разнокачественности пазушных почек на стебле у клевера красного, лядвенца рогатого и люцерны синегибридной. Сб. студенч. н.-и. работ. ТСХА, X. — Шаин С. С. (1961б). Ярусная разнокачественность клевера красного, люцерны синегибридной и лядвенца рогатого. В сб.: Морфогенез растений, 1.

Всесоюзный
научно-исследовательский
институт кормов,
п/о Луговая Московской области.

(Получено 21 I 1963).

582.734 : 631.523 : 581.44 : 58

О. С. Жуков

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ПОЛУЧЕНИЕ ФАСЦИИРОВАННОГО ПОБЕГА У ОТДАЛЕННОГО ГИБРИДА ВИШНИ

С 3 рисунками

Фасциации растений широко распространены в природе и представляют большой научный интерес. Еще со времен Линнея многочисленные исследователи описывали фасциированные органы различных растений и пытались дать объяснение этому явлению.

Наиболее полную сводку по фасциациям дал Уайт (White, 1948). Ряд авторов указывает на роль внешних причин в возникновении фасциаций. Фасциированные органы у растений могут образовываться под действием различных химических и физических факторов (Johnson, 1936; Havas a. Felföldy, 1947). О влиянии на образование фасциаций метеорологических условий сообщает Л. А. Шавров (1961). По-видимому, все эти факторы изменяют характер клеточного деления в тканях растений, обусловливают его отклонения от нормы, что и приводит в ряде случаев к образованию фасциированных органов.

В наших опытах фасциированный побег у отдаленного гибрида вишни (род *Cerasus* Juss.) был получен в результате облучения рентгеновыми лучами.

Следует отметить довольно частое образование фасциаций у плодовых растений. И. В. Мичурин использовал природные фасциации при выведении новых сортов (как например, при получении 'Антоновки полуторафунтовой'). Широко известны фасциации ягод у земляники и ряда других садовых культур.

18 августа 1958 г. было произведено облучение рентгеновыми лучами срезанных черенков гибрида вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris* Mill.)×вишня китайская (*C. tomentosa* Thunb.). Этот гибрид был создан И. С. Горшковым в результате опыления старинного сорта вишня 'Любская' пыльцой мичуринского сорта 'Аньдо', полученного из косточек китайской вишни. Гибрид является почти бесплодным, лишь иногда на нем завязываются единичные плоды. Однако эта форма цветет хорошо; она была взята для выяснения действия облучения на плодовитость.

Облучение производилось Б. Л. Никитиным при помощи стационарной рентгеновской установки. Напряжение на трубке равнялось 90 киловольтам, сила тока — 10 миллиамперам. Расстояние между объектом и антикатодом трубки составляло 75 см. Доза облучения равнялась 3960 рентгенам.

На следующий день после облучения 10 почек с облученных черенков были привиты в питомнике на однородный подвой (сеянцы вишни 'Владимирской'). На следующий год из облученных почек развилось 4 растения. Для контроля на такой же подвой было привито 10 почек гибрида, не подвергавшихся облучению. В этом случае все почки прижились, и, таким, образом, мы имеем 10 контрольных растений. Следовательно, облучение отрицательно повлияло на приживаемость почек.

Растения, выросшие из облученных почек, и контрольные в течение первого вегетационного сезона дали боковые побеги. На одном из опытных растений был обнаружен фасциированный побег. На рис. 1 представлен этот побег, снимок сделан в конце лета 1959 г. Побег имел лентовидную форму; казалось, что несколько побегов срослись в одной плоскости. Листьев на этой ветви было значительно больше, чем на других однолетних побегах. Однако листья были обычной формы и величины.

Клетки коры, по-видимому, отставали в своем развитии от нарастания общей массы побега: кора в нескольких местах потрескалась.

Ни на одном контрольном растении, а также и на других опытных деревьях фасциированных побегов обнаружено больше не было.

Фасциированный побег хорошо перенес зимы 1959/60 и 1960/61 гг., почки на нем оказались столь же зимостойкими, как и у контрольных растений. От фасциирован-



Рис. 1. Фасциированный побег у гибрида 'Вишня обыкновенная' × 'Вишня китайская'.



Рис. 2. Образование нормальных боковых ответвлений у фасциированного побега отдаленного гибрида вишни. Центральный побег остается фасциированным.



Рис. 3. Цветение фасциированного побега отдаленного гибрида вишни.

ной ветви обособились два боковых побега, которые имели уже обычную форму, но центральный побег оставался по-прежнему фасциированным, лентовидным, что хорошо заметно на рис. 2 (снимок сделан весной 1961 г.).

Цветение опытных и контрольных растений наступило в 1961 г.

На рис. 2 видно большое количество бутонов, образовавшееся на фасциированном побеге. Цветки были собраны в большие соцветия и плотно прилегали друг к другу. Цветение проходило в период с 8 по 16 мая. Какой-либо заметной разницы в сроках цветения фасциированного побега по сравнению с другими не было.

Следует отметить, что цветки на измененном побеге имели обычные размеры и форму (рис. 3), не было цветков особого строения с увеличенным числом членов — о таких фактах сообщается в литературе (Mertens a. Burdick, 1954).

Плодов на фасциированном побеге, так же как и на других опытных и контрольных растениях, не завязалось. Следует, однако, заметить, что в год первого цветения плоды вообще завязываются не всегда. В дальнейшем наблюдения за развитием фасциированного побега будут продолжены, а почки с него будут привиты на сеянцы в питомнике. Чрезвычайно интересно выяснить, будет ли и дальше сохраняться фасциированный характер строения, в том числе при вегетативном размножении. В литературе имеются указания на факты возврата фасциированных органов растений к обычному строению (Heim, 1954). Однако трехлетнее развитие данного побега говорит об устойчивости возникшей фасциации.

Судя по внешнему виду и характеру развития, фасциацию в нашем опыте можно объяснить срастанием в начале развития зачатков центрального побега и боковых ответвлений, которые формируются ускоренными темпами.

Литература

Шавров Л. А. (1961). Фасциации у растений в субарктике. Бюлл. Главн. бот. сада, 41. — Havas L. a. L. Felföldy. (1947). Fasciations and kindred teratisms induced in plants by polyploidy and genic agents. Arch. Biolog. Hungarica, 17 : 131—141. — Heim M. Roger. (1954). Sur des fasciations provoquées. Note de M. Jean-Edme Loiseau. Compte Rend. Acad. Sci. 239, 1. — Johnson E. L. (1936). The effects of x-rays upon green plants. In: «Biological Effects of Radiation» : 961—986. — Mertens T. R. a. A. B. Burdick. (1954). The morphology, anatomy and genetics of a stem fasciation in *Lycopersicon esculentum*. Amer. Journ. Bot., 41, 9. — White O. E. (1948). Fasciation. Bot. Rev., 14 (6) : 319—358.

Центральная генетическая
лаборатория им. И. В. Мичурина,
г. Мичуринск.

(Получено 18 IV 1962).

581.3 : 582.97

Г. И. Глущенко

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПОВ РАЗВИТИЯ СКОПОЛИИ КАРНИОЛИЙСКОЙ

С 3 рисунками и 2 таблицами рисунков

Среди растений флоры Советского Союза многочисленную группу составляют виды, развитие которых приурочено к ранневесеннему периоду. У этих растений между заложением вегетативных и генеративных зачатков и началом надземной вегетации проходит длительный промежуток времени. Аналогичный процесс характерен для многих древесных пород, в том числе плодовых деревьев.

Развитие генеративных систем в зависимости от сезонного ритма, время их заложения и продолжительность этого процесса представляют несомненный интерес. Самуэльсон (Samuelsson, 1913) предложил специальный термин «микрофенология» для изучения характера формирования мужского и женского гаметофитов в зависимости от периода их заложения. В эмбриологической литературе данные по этому вопросу приведены в статье Чемберлена (Chamberlain, 1898), а наиболее полные сведения имеются в сводке Дальгрена (Dahlgren, 1915).

Процессы макро- и микроспорогенеза являются одними из первых этапов, определяющих дальнейший ход полового процесса, поэтому необходимо тщательное исследование всего развития генеративных органов.

В качестве объекта исследования была взята скополия карниолийская *Scopolia carniolica* Jacq. — многолетнее растение, произрастающее на экспериментальной базе

Института ботаники АН УССР несколько лет. Фиксация материала проводилась с момента заложения подземных почек на корневище и кончая образованием из них укороченных побегов, на которых формировались цветочные почки, а в дальнейшем цветки. В качестве фиксаторов использовались хромацетоформоловая смесь по Навашину и ацето-алкоголь по Карнуа (1 : 3). Срезы окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну с подкраской лихтгрюном в спирте, основным фуксином с подкраской лихтгрюном в анилине по Модилевскому и метилгрюн-пиронином по Унна.

Годичная ритмичность вегетации скополии карниолийской такова. В середине или в конце марта из-под земли от корневищ вырастают побеги, которые несут сформированные цветки. Постепенно образуется куст высотой до 50—70 см. Массовое цветение приурочено ко второй половине апреля. В конце мая и начале июня идет созревание семян, побеги постепенно желтеют и к концу июня отмирают. В начале сентября на корневищах закладываются почки; из них в дальнейшем формируются



Рис. 1. Развитие подземных побегов у скополии карниолийской в октябре 1962 г.

укороченные побеги с зачатками вегетативных и генеративных органов, которые начинают функционировать лишь весной следующего года. В естественных условиях укороченные побеги находятся под землей, однако толщина слоя земли над ними невелика. Наружные листочки побега обычно окрашены в интенсивно фиолетовый цвет, свидетельствующий о наличии в них антоциана (относящегося к веществам типа глюкозидов), который играет определенную защитную роль при низких температурах. Последний концентрируется в клеточном соке эпидермальных клеток. За наружным слоем листьев с фиолетовой окраской расположены листья, окрашенные в светло-зеленый цвет.

В осенний период на укороченных побегах скополии карниолийской закладываются почки, из которых в дальнейшем формируются цветки (рис. 1 и 2; см. также Глущенко, 1962).

В материале, фиксированном с сентября по ноябрь, можно легко обнаружить разные этапы развития цветков, начиная с момента их заложения и кончая полным формированием (табл. I, *а—г*). Первоначально вся цветочная почка состоит из активно делящихся однородных меристематических клеток. Постепенно между клетками обнаруживаются различия как в морфологическом, так и физиологическом отношении. В верхушечной зоне почки, т. е. в точке роста, локализуются активно делящиеся митотическим путем клетки. При окраске по Унна в них четко видно сосредоточение рибонуклеиновой кислоты. Нижележащие клетки дают значительно более слабую реакцию на РНК. Они содержат крупные вакуоли и в виде включений крахмал (табл. I, *д*, *е*). В процессе дифференциации цветочной почки сначала закладываются бугорки, из которых формируются тычинки, затем завязь с плацентой. Через некоторое время по краям последней выделяются бугорки, которые постепенно принимают очертания семяпочек.

Образованием тычинок и завязи с семяпочками развитие цветков у скополии карниолийской в осенний период не завершается. В это же время происходит дифференциация ткани пыльника, в результате чего возникают первичные спорогенные клетки (рис. 3, *а*). Они характеризуются большими размерами и крупными ядрами.

При окраске по Унна плазма этих клеток дает крайне интенсивную реакцию на РНК. Первичные спорогенные клетки первоначально размножаются путем типичного митотического деления, перед началом которого они дают положительную реакцию на ДНК. После деления дезоксирибонуклеиновая кислота в них не обнаруживается до начала весенней вегетации, когда материнские клетки микроспор приступают к редукционному делению.



Рис. 2. Развивающийся подземный побег со сформировавшимися бутонами в октябре 1962 г.

Клетки париетальной ткани пыльника дают слабую положительную реакцию на РНК. Тапетальный или выстилающий слой клеток у скополии карниолийской возникает после заложения первичной спорогенной ткани, как ее периферический слой. Морфологически тапетум отличается от спорогенных клеток более мелкими размерами клеток и их ядер. Часто в клетке содержится по два ядра. В осенний период ядра тапетума невелики и обычно одноядрышковые. Реакция на РНК и ДНК очень слабая. После начала развития в весенний период клетки тапетума значительно увеличиваются в размерах и в большинстве случаев становятся двуядерными (рис. 3, *б*). Ядра содержат по нескольку ядрышек. К моменту образования одноядерной пыльцы тапетум сохраняется лишь в виде отдельных клеток, структура которых в этот период уже не является достаточно четкой.

Таким образом, для мужского гаметофита скополии карниолийской осенний период развития завершается образованием археспориальных клеток.

Спорогенные клетки осенью закладываются не только в пыльниках, но и в семяпочках (табл. II, *а*). Как правило, формируется одна археспориальная клетка, но нередки случаи, когда обнаруживается и большее их число. Однако из дополнительных клеток обычно не возникают добавочные зародышевые мешки; они отми-

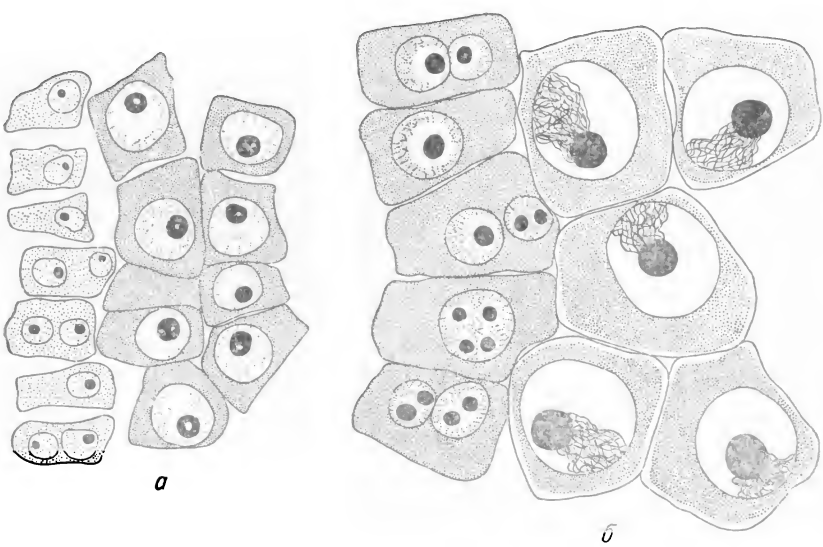


Рис. 3. Начальные этапы развития пыльцы (увел. 1350).

а — спорогенные клетки (*справа*) и тапетальные клетки (*слева*) в пыльниках в осенний период; *б* — материнские клетки пыльцы и тапетальные клетки в весенний период.

рают на разных этапах развития, чаще всего не приступая к редукционному делению. Заложение дополнительных археспориальных клеток отмечается

и у других представителей семейства *Solanaceae* (Бейлис, 1936; Рыбченко, 1959, и др.).

По имеющимся в эмбриологии данным, одноклеточный археспорий в процессе филогенетического развития возник из многоклеточного и, следовательно, с эволюционной точки зрения является более прогрессивным (Поддубная-Арнольди, 1958). У скополии карниолийской одноклеточный археспорий является основным типом,

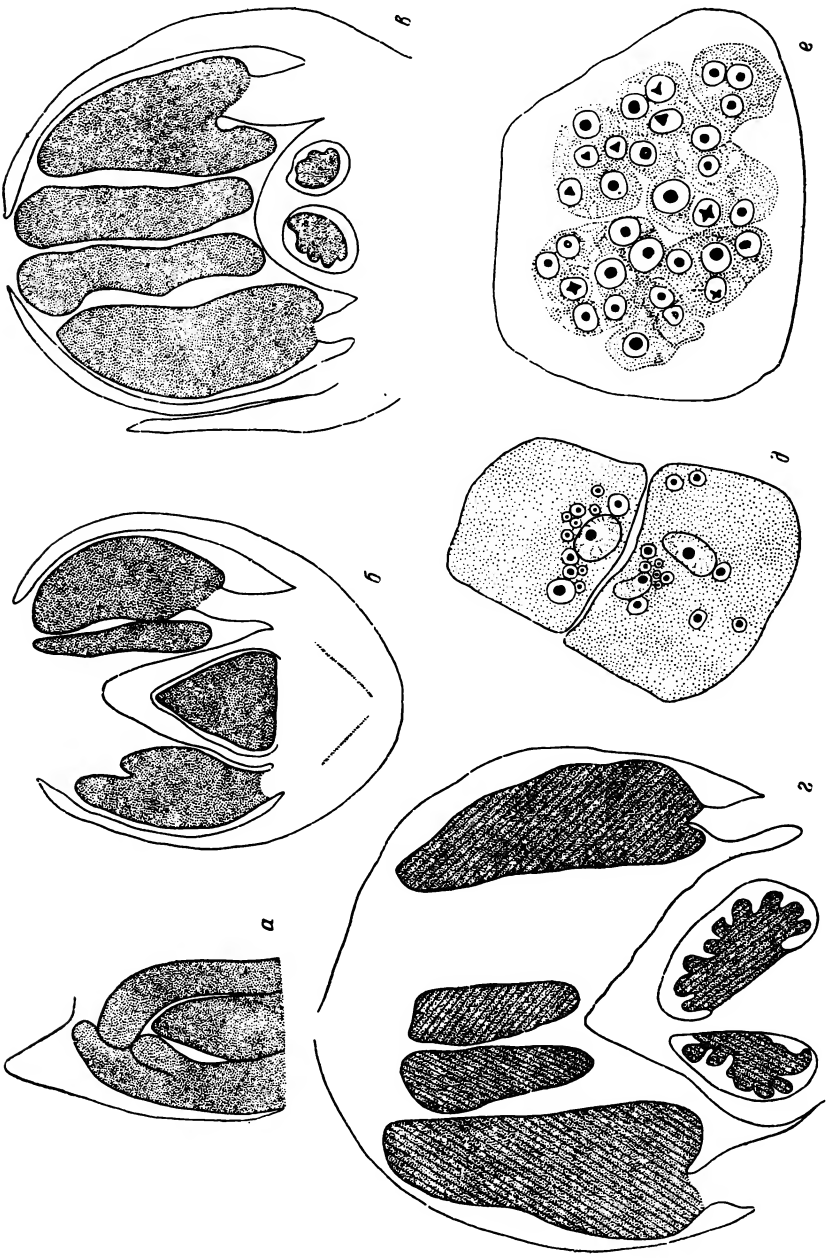


Таблица I

Этапы развития цветочной почки у скополии карниолийской осенью.

а — начало дифференциации цветочной почки (увел. 40); *б—г* — последовательные стадии формирования тычинок и плодолистиков (с бугорками.семяпочек) осенью (увел. 40); *д*, *е* — накопление крахмала осенью в клетках развивающейся цветочной почки (увел. 900).

но соматические клетки семяпочки сохранили потенциальную способность к генеративному развитию. Подобный процесс имеет общую природу с апоспорическим образованием зародышевых мешков и адвентивной эмбрионией. Все эти процессы обусловлены наличием клеток, которые морфологически являются соматическими, но потенциально качественно иными (Модилевский, 1953). В случае усиления их метаболизма по сравнению с прилегающими клетками они реализуют свои потенциальные возможности, превращаясь в зависимости от периода развития в добавочный археспорий апоспорический зародышевый мешок или нуцеллярный зародыш.

Заложением спорогенных клеток, которые в дальнейшем становятся материнскими клетками микро- и макроспор, завершается осенний цикл развития скополии карниолийской. Заблаговременное формирование генеративных систем в осенний период способствует их быстрому развитию весной.

Еще до появления в археспориальной клетке семяпочки специфических морфологических признаков, отличающих ее от окружающих клеток (в период так называемого предархеспория), при покраске метилгрюн-пиронином по Унна она дает интенсивную реакцию на РНК. Что касается ядра археспориальной клетки, то ДНК в этот период в нем не обнаруживается. Вместе с тем, по имеющимся в литературе данным, ядра археспория у других видов растений содержат ДНК (Светозарова, 1955, и др.). Подобное противоречие объясняется, по-видимому, тем, что между заложением археспориальной клетки и началом редукционного деления у скополии карниолийской лежит длительный промежуток времени, а накопления ДНК чаще всего предшествуют редукционному делению. Вышеуказанные же литературные данные касаются растений, у которых подобный разрыв не имеет места.

После зимнего периода дальнейшее развитие скополии карниолийской возобновляется в марте. В этот период материнские клетки микро- и макроспор приступают к редукционному делению. Митоз в микроспорах проходит исключительно быстро и завершается образованием двухклеточной пыльцы. В семяпочках редукционное деление проходит довольно долго. Материнская клетка макроспор легко обнаруживается на разных фазах редукционного деления, особенно в период профазы (табл. II, *б*). В результате двух последовательных делений образуется тетрада гаплоидных макроспор (табл. II, *д*); из них сразу начинает активно развиваться третья от микропилярного конца. Достигнув определенных размеров, она лизируется. Такой же участи подвергаются и две лежащие над ней макроспоры, а из халазальной макроспоры формируется 8-ядерный зародышевый мешок (табл. II, *е—и*). По данным Светозаровой (1955), исследовавшей мак, чистотел и другие виды растений, причиной гибели трех макроспор являются коллоидно-химические изменения в клетке. Они проявляются в крайне сильном сдвиге ИЭТ плазмы и ядер у трех верхних макроспор в кислую сторону. В результате этого в них фактически исчезает разность потенциалов между ядром и плазмой, что приводит к старению клетки. Подобные изменения отсутствуют в развивающейся халазальной макроспоре. Она вскоре вступает в фазу ядерного деления, образуя последовательно дву-, четырех- и восьмиядерный зародышевый мешок. Вслед за этим происходит активная дифференциация ядер на элементы зародышевого мешка: образуются яйцевой аппарат, два полярных ядра и три антиподы. Последние очень эфемерны и вскоре исчезают. Перед оплодотворением полярные ядра сливаются и образуют центральное ядро зародышевого мешка.

Ранневесенние растения, как известно, составляют определенную экологическую группу, особенности которой выработались в процессе эволюции. Предварительное заложение генеративных систем в осенний период является одним из приспособительных свойств, способствующих их быстрому развитию в весенний период. Однако для этой группы растений характерно значительное разнообразие стадий, в которых мужской и женский гаметофиты переживают зиму. У *Adonis vernalis* (Dahlgren, 1915), *Ornithogalum umbellatum* (Прозина, 1949) и других видов в осенний период мужская генеративная система представлена спорогенной тканью. У *Anemone hepatica* (Dahlgren, 1815), *Scilla sibirica* (Устинова, 1949) и еще ряда видов в осеннее время уже имеется пыльца на тех или иных стадиях развития. Подобное варьирование свойственно не только мужскому, но и женскому гаметофиту, у которого осенью также наблюдаются различные стадии — от археспориальной клетки до зародышевого мешка с разным числом ядер.

Скополия карниолийская относится к той группе растений, у которых в осенний период закладывается спорогенная ткань, а составляющие ее клетки лишь в дальнейшем становятся материнскими клетками микро- и макроспор. На просмотренных в большом количестве препаратах нам ни разу не удалось наблюдать осенью редукционного деления. Этот этап развития у скополии карниолийской в естественных условиях строго приурочен к весеннему периоду. Шнарф (Schnarf, 1927) подчеркивал, что у растений не отмечены случаи, когда бы женский и мужской гаметофиты переживали зиму в стадии редукционного деления. Оно либо полностью завершается до начала зимы, либо происходит следующей весной.

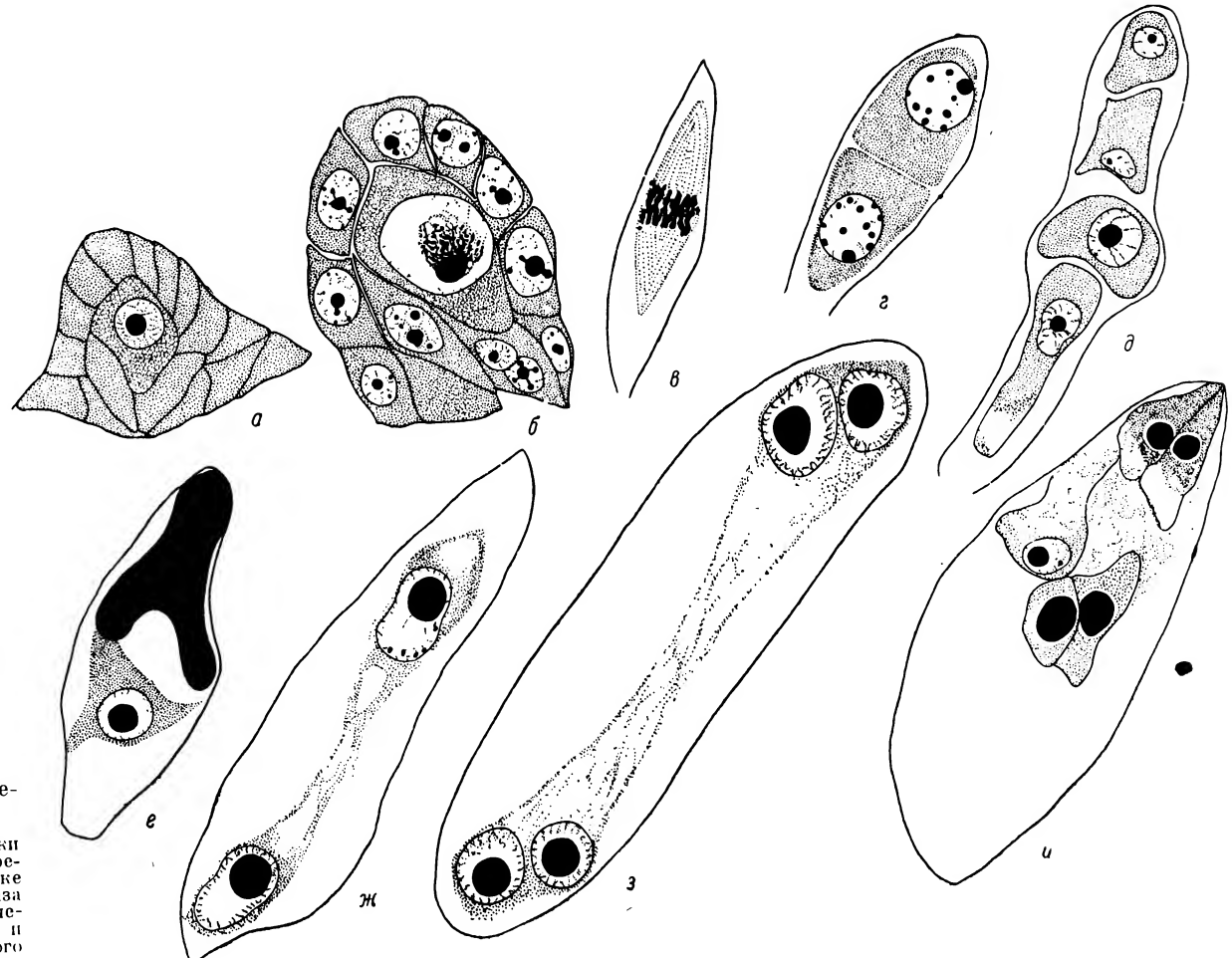
По-видимому, характер заложения генеративных систем и переход их к следующим этапам органогенеза связан со стадийным развитием того или иного вида растений. У одних имеются определенные условия для его прохождения в осенний период, что приводит к завершению формирования пыльцы и зародышевого мешка, в то время как у других этот процесс может заканчиваться только весной следующего года.

По данным Ф. М. Куперман (1953), детально исследовавшей процесс органогенеза у пшеницы, переход к образованию пыльцевых и зародышевых мешков связан со специфическими потребностями растений. Удовлетворение этих потребностей обеспечивает не только определенные темпы накопления пластических веществ, но и их определенное качество, что необходимо для завершения формирования генеративных органов. В. В. и Вл. В. Скрипчинские (1961) считают, что с ноября по февраль у весеннецветущих растений имеет место температурная стимуляция, которая обеспечивает развитие заложившихся зачаточных органов.

Таблица II

Развитие макроспор и зародышевого мешка (увел. 1350).

а — заложение археспориальной клетки в семяпочке в осенний период; *б, в* — редукционное деление в материнской клетке макроспор в весенний период (профаза и анафаза); *г, д* — образование двух и четырех макроспор; *е—з* — одно-, дву- и четырехядерные стадии зародышевого мешка; *и* — зрелый зародышевый мешок.



У представителей рода *Scopolia* заложение генеративных систем происходит в различные сроки. У такого вида, как *S. carniolica*, эти процессы приурочены к осеннему периоду. У *S. lurida* сезонный цикл развития полностью проходит в летний период, в течение которого она закладывает и формирует органы воспроизведения и завершает свой цикл половым процессом.

Таким образом, в пределах немногочисленного рода *Scopolia* виды не однородны в отношении биологии их развития, т. е. тех требований, которые они предъявляют к окружающей среде. Это представляет определенный интерес с точки зрения их филогенетического развития.

Литература

Бейлис Р. А. (1936). Цитолого-ембріологічне дослідження картоплі в зв'язку з стерильністю. Журн. Інст. бот. АН УРСР, 10. — Глущенко Г. И. (1962). К биологии цветения и эмбриологии скополии карниолийской. Бот. журн., 7. — Куперман Ф. М. (1953). Биологические основы культуры пшеницы. — Модилевский Я. С. (1953). Эмбриология покрытосеменных растений. — Поддубная-Арнольди В. А. (1958). Значение эмбриологических исследований для построения филогенетической системы покрытосеменных растений. Пробл. бот., 3. — Прозина М. Н. (1949). Зимний рост у птицемлечника (*Ornithogalum umbellatum* L.). ДАН СССР, XIV, 6. — Рыбченко О. И. (1959). Цито-эмбриологическое развитие партенокарпических плодов у томатов. Диссерт. Инст. бот. АН УССР, Киев. — Светозарова В. В. (1955). Разнокачественность клеток женского гаметофита в процессе его индивидуального развития на примере некоторых покрытосеменных растений. Автореф. диссерт. МГУ. — Скрипчинский В. В. и Вл. В. Скрипчинский. (1961). Влияние пониженной температуры на рост и развитие весеннецветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении, Бот. журн., 7. — Устинова Е. И. (1949). Ритм развития конуса нарастания в луковицах пролески (*Scilla sibirica* L.) в осенне-зимнее время, ДАН СССР, XIV, 6. — Черноярова М. В. (1962). О зелености надземной листостебельной системы растения. Изв. АН Молд. ССР, 8. — Chamberlain C. J. (1898). Winter characters of certain sporangia. Bot. Gaz., 25. — Dahlgren K. V. D. (1915). Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. Svensk. bot. Tidskr., 9. — Samuelsson G. (1913). Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Bicornes-Typen. Svensk. bot. Tidskr. 7. — Schnarf K. (1927). Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie, X 2.

Институт ботаники
Академии наук УССР,
г. Киев.

(Получено 17 IV 1963).

582.28 : 691.12 (471.46)

Н. И. Тепла

ГРИБНАЯ ФЛОРА ТРОСТНИКА *PHRAGMITES COMMUNIS* TRIN. В АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

С 5 рисунками

В настоящее время тростник находит широкое применение в строительстве во многих районах нашей страны, особенно в Казахстане, Средней Азии, Нижнем Поволжье, на Кубани, Украине и в ряде других областей. Особое значение (тростник) «камыш» [1] как строительный материал может иметь в районах освоения целины.

Тростник и изделия из него применяются для заполнения каркасов домов, укладываются в качестве наката по балкам междуэтажных и чердачных перекрытий, используются как термоизоляционный материал. Имеющийся опыт доказывает высокую эффективность использования тростника в строительстве, что обусловлено его малым объемным весом, низкой стоимостью конструкций, высокими звуко- и теплоизоляционными свойствами, достаточной механической прочностью и сравнительно небольшими затратами рабочей силы (Исаев, 1954; Иванов, 1959).

Продолжительность службы тростника в строительных конструкциях зависит от условий его эксплуатации. В благоприятных (сухих) условиях он сохраняется долго

[1] Тростник в условиях производства часто называют камышом.

и, наоборот, при повышенной влажности под действием грибов подвергается гниению и быстро теряет механическую прочность (Бранд и др., 1956; Пирог, 1957).

Тростник по химическому составу мало отличается от других видов растительного сырья как травянистого, так и древесного (Никитин, 1935; Павлов, 1947). В состав тростника входят клетчатка, лигнин и пентозаны, являющиеся основными элементами клеточных оболочек. Грибы при помощи ферментов превращают эти вещества в растворимые сахара, которыми они и питаются. В связи с этим клеточные оболочки древесины или другого растительного сырья утончаются, в них возникает большое количество микроскопических отверстий и трещин, растительные волокна разрушаются. В силу этого механическая прочность растительного сырья уменьшается.

Энергичными разрушителями целлюлозы являются домовые грибы *Merulius lacrymans*, *Coniophora cerebella*, *Poria vaporaria* и др.

Исследованиями, проведенными Научно-исследовательским институтом по изучению тростника («НИИСТРОЙКАМЫШ») установлено, что домовые грибы очень быстро и сильно разрушают его. Например, за три месяца под воздействием *Coniophora cerebella* вес образцов тростника уменьшился на 44% (среднее для 15 испытанных образцов).

Однако нам известны случаи разрушения тростника в постройках и под влиянием плесневых грибов. В качестве примера можно привести результаты обследования каркасно-камышитового дома, построенного в 1934 г. в г. Астрахани (обследование проведено А. Л. Панфиловой в мае 1960 г.). У основания стен прочность стеблей тростника явно понизилась — они приобрели большую хрупкость и ломались под легким нажимом пальцев. Рубашка стебля тростника (влагалища листьев) и листья почти полностью истлели. Тростник имел запах гнили. Цвет его был бурый с темно-коричневым оттенком, влажность равнялась 28%.

Микологическими анализами установлено, что причиной разрушения тростника были плесневые грибы. Преобладающее развитие получили представители родов *Alternaria*, *Chaetomium* и *Fusarium*.

Нами был поставлен опыт по выявлению стойкости тростника по отношению к плесневым грибам. С этой целью образцы его длиной 10 см и диаметром от 7.8 до 9.8 мм высушивались в эксикаторе над хлористым кальцием до постоянного веса, а затем доводились до естественной влажности путем выдерживания их в течение нескольких суток на открытом воздухе. После этого их помещали в эксикаторы, в которых растворами серной кислоты различной концентрации создавалась та или иная вполне определенная влажность воздуха.[1] Образцы клали в эксикаторы на парафинированные металлические сетки с диаметром ячеек около 2 мм. Дополнительное заражение их не производилось. Продолжительность опытов составляла 6 месяцев. Как показали наблюдения, в условиях 100%-й относительной влажности воздуха на тростнике уже на 5-е сутки началось развитие плесневых грибов (см. таблицу).

Влияние влажности воздуха на стойкость тростника к плесневым грибам (опыт 1960 г.)

Относительная влажность воздуха (в %)	Влажность образцов тростника (в %)		Абсолютно сухой вес образцов (в г)		Убыль веса образцов (в %)	Степень обрастания образцов мицелием[2] грибов			
	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта		сутки			
						5	15	60	180
100.0	8.8	49.1	3.02	2.42	19.7	+	+	++	+++
83.4	9.6	23.7	1.95	1.90	2.5	—	+	++	+++
77.2	9.9	23.7	2.08	2.05	1.2	—	+	++	++
70.5	10.2	22.4	1.98	1.98	0	—	+	++	++
62.3	10.1	22.1	1.87	1.87	0	—	+	+	++
56.2	9.6	21.0	1.56	1.56	0	—	+	+	++
49.0	10.6	21.5	0.85	0.90	0	—	+	+	+
40.7	10.5	18.9	0.99	1.00	0	—	+	+	+
33.4	13.4	16.2	1.27	1.28	0	—	+	+	+
21.5	10.0	16.7	1.23	1.22	0	—	—	+	+

Наилучшее развитие грибов на тростнике в наших опытах наблюдалось при относительной влажности воздуха, близкой к 100%. При этом бурно развивался воздушный мицелий, к 60-му дню опыта образцы тростника полностью обросли пышной грибницей грязно-серого и грязно-розового цвета. Все образцы потемнели, глянцевитость стебля исчезла, тростник стал матовым.

[1] При создании различных градаций влажности воздуха в эксикаторах использовались таблицы Реньо (см. Миллер и Мейер, 1934).

[2] Отсутствие обрастания —; слабое обрастание +; среднее обрастание ++; полное (сильное) обрастание +++.

При влажности воздуха, равной 83.4 и 77.2%, мицелий развивался значительно слабее, но и в этих случаях за время опыта тростник утратил свой естественный цвет и глянцевитость.

Начиная с влажности воздуха, равной 70.5% и ниже, грибы на тростнике развивались более слабо.

Образцы тростника, находившиеся в условиях 100%-й влажности воздуха, за сравнительно короткий срок опыта (6 месяцев) в значительной степени утратили механическую прочность (рубашка камыша стала тонкой, при высушивании растиралась пальцами в порошок). Стебель разрушился несколько слабее, чем рубашка. Взвешивание показало, что в этих условиях за время опыта произошло снижение веса образцов на 19.7% (среднее для 13 образцов). Образцы, находившиеся при влажности воздуха, равной 83.4—77.2%, также потеряли вес, но, соответственно, лишь на 2.5 и 1.2% (таблица).



Рис. 1. Тростник со следами грибного поражения (*справа*).

И только при влажности воздуха, равной 70.5% и ниже, образцы сохранили свой первоначальный вес.

Следовательно, плесневые грибы при соответствующих условиях могут значительно снижать механическую прочность материалов из органических веществ, в частности тростника.

Учитывая то, что тростник весьма широко применяется в строительстве, мы решили изучить его сапрофитную микофлору и установить формы, наиболее интенсивно его поражающие.

Работа проводилась в 1959—1961 гг. с тростником, произрастающим в Икрянинском районе Астраханской области. Мы обследовали заросли технически зрелого тростника.

Почвы на участках, где произрастал исследованный тростник, не однородные; в зонах с достаточным увлажнением находятся ильмено-болотные суглинистые маломощные почвенные разности, в зонах с недостаточным увлажнением — луговые, остепненные суглинистые почвенные разности.

Вегетационный период тростника продолжается 7—7.5 месяцев (с конца марта по октябрь). Заросли его затопляются естественными паводковыми водами (в мае—июле). Продолжительность паводка около 2 месяцев, максимальный уровень его до 2 м. (По данным сотрудников Лаборатории биологии тростника института «НИИСТРОЙКАМЫШ»).

На участках с достаточным увлажнением заросли тростника чистые. Средняя высота растений 4.5—5 м, диаметр на высоте 25 см от поверхности почвы 10.3 мм, количество стеблей 20—25 на 1 м^2.

На участках с недостаточным увлажнением сформировалась тростниково-осоковая ассоциация. Здесь средняя высота растений тростника 4.5 м, диаметр 10 мм, количество стеблей 35—40 на 1 м², тип зарослей ильменный.

При визуальном обследовании во время уборки на тростнике (преимущественно на рубашке) обнаружены пятна и штрихи серой, розовой, лимонно-желтой, буро-коричневой и черной окраски, различной формы и размеров (рис. 1). Стебель в средней и верхней частях светло-желтого цвета, в нижней трети — темно-коричневого. В средней трети стебля встречаются единичные потемневшие участки.

Для микологических анализов участки рубашки, стебли и метелки нарезались отдельными кусочками (от 0.3 до 3 см) и после предварительной поверхностной стерилизации 96%-м спиртом помещались во влажную камеру на питательную среду (2%-е агаризованное пивное сусло).

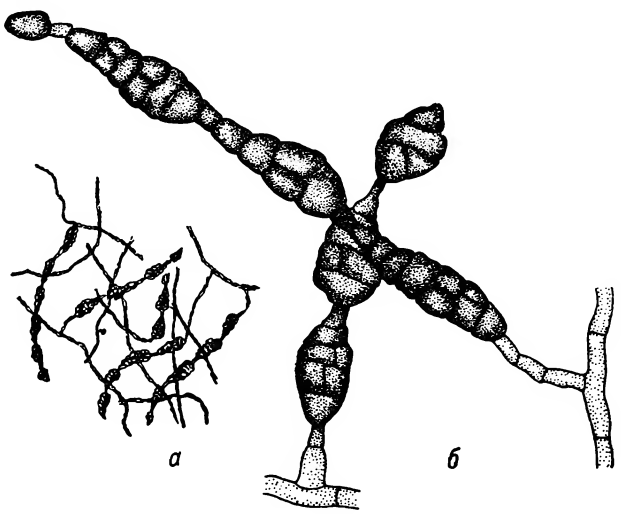


Рис. 2. *Alternaria tenuis* Nees.

а — общий вид (увел. 120); *б* — конидиеносцы с цепочками конидий (увел. 600).

На 2-й—5-й день на поверхности образцов и на питательной среде возле них появлялся паутинистый или порошковидный грибной налет, который впоследствии приобретал окраску, специфичную для каждого вида гриба.

Ниже приводится описание грибов, выделенных с тростника.

Alternaria tenuis **Nees** (см. Пидопличко, 1953).

На пивном сусле колонии серо-оливковые или темно-оливковые, пушистые, с нижней стороны почти черного цвета. Края колонии более светлые, центр почти черный. Молодые гифы бесцветные, с возрастом буреют, 2.8—6 μ толщины. Мицелий септированный. Плодоношение гриба обильное. Конидиеносцы оливково-бурые, не ветвистые, прямые, 30—40 μ длины, 3.5—4.5 μ ширины, основная клетка обычно вздутая. Конидии оливково-бурые, размером 6—75 × 6—23 μ, с 1—9 поперечными и 0—6 продольными перегородками, соединены в цепочки по 4—12. Конидии гладкие, без шейки или с ложной шейкой, имеющей до 4 поперечных перегородок. Конидии разнообразной формы, преобладают грушевидные, не слишком удлиненные, часто также округлые и яйцевидные (рис. 2).

Cladosporium fasciculatum **Corda** (Saccardo, 1886).

На пивном сусле колонии войлочно-пушистые, буро-оливковые, с нешироким более светло окрашенным краем из молодых гиф. На обратной стороне колония темно-оливковая, почти черная. Мицелий оливково-бурый, 2.2—4.1 μ толщины, с хорошо заметными черноватыми перегородками. Конидиеносцы длиной 28.1—120 μ. Конидии гладкие, продолговатой, эллипсоидной или яровидной формы, в разветвленных цепочках, одноклеточные. Верхушечные конидии округлые, 2.2—4.1 μ в диаметре, базальные продолговатые, 2.1—5.4 × 6.3—8.2 μ.

Грибы из родов *Alternaria* и *Cladosporium*, из которых многие являются активными разрушителями целлюлозы, на тростнике встречаются очень часто. Развиваются непосредственно на нескошенных растениях. В условиях частого высыхания и воздействия прямого солнечного света они образуют большое количество конидий и в значительной степени разрушают тростник.

Chaetomium globosum Kunze (см. Пидопличко, 1953).

Мицелий на пивном сусле в виде белого войлочного налета. Перитеции на мицелии расположены поверхностно, вначале светло-коричневые, впоследствии бурые, в старых культурах почти черные. Перитеции эллиптические, 250—300 × 200—250 μ. Придатки сперва шиловидные, затем прямые и извилистые. На вершине перитеция придатки длинные, в виде пучка. Сумки булавовидные, на быстро исчезающей длинной ножке. Споры эллиптические, несколько заостренные, чаще всего на одном конце, размером 9.3—12.4 × 7.5—9.8 μ. В молодой культуре (в возрасте 15 суток) споры бесцветные или светло-бурые, в массе оливковые. В мицелии имеются простые конидиеносцы с бесцветными конидиями, расположенными цепочкой (рис. 3).

Fusarium oxysporum Schlecht. (см. Билай, 1955).

На пивном сусле бурный рост в виде пышного войлочного налета. Молодая культура белого цвета, впоследствии строма окрашивается в малиновый, розовый и охряный цвета. Воздушный мицелий белый или с оттенками, свойственными строме. Микроконидии многочисленные, одноклеточные, овальные, без перегородок, размером 5.0—

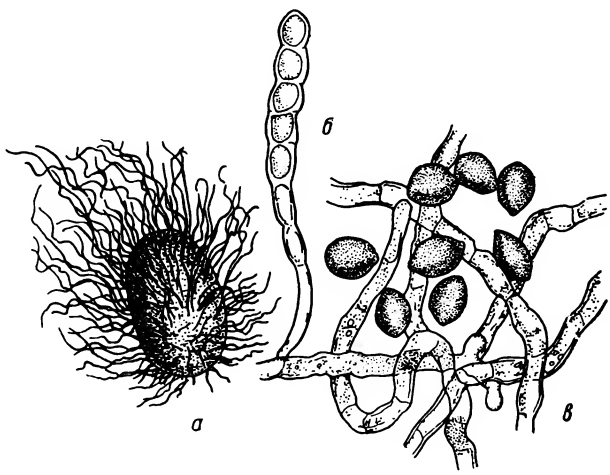


Рис. 3. *Chaetomium globosum* Kunze.

а — перитеций (увел. 80); *б* — конидиеносец с цепочкой конидий (увел. 600); *в* — аскоспоры и гифы (увел. 600).

15.5 × 3.1—4.5 μ. Макроконидии веретеновидно-серповидные и прямые на воздушном мицелии, с 1—3 перегородками (размером 20—48 × 3—5 μ).

Phoma arundinaceae Berk. (Saccardo, 1884).

На пивном сусле мицелий белый, слабо-войлочный, септированный с перетяжками, внутри имеются капельки жира. Обильное образование пикнид темно-бурого цвета. Пикниды овальные, 100—360 μ в диаметре. Конидии эллипсоидальные, заостренные на одном конце, и овальные, одноклеточные, бесцветные с двумя капельками жира, расположенными по полюсам конидий, размеры их 6.2—9.3 × 3.2—4.8 μ.

Phoma occulta Desm. (Saccardo, 1884).

Многочисленные пикниды шаровидные, светло-бурой окраски, 60—120 μ в диаметре. Конидии одноклеточные, овальные, бесцветные, размером 4.5—5.0 × 3.1—3.3 μ (культура выращена во влажной камере на естественном субстрате).

На рубашке тростника образует черные пятна, диаметром от 1 до 5 мм, округлой и овальной формы, обилие которых очень часто придает тростнику черную окраску.

Torula convoluta Harz. (см. Пидопличко, 1953).

На пивном сусле колонии мелко пушистые, медленно растущие, мелкие, плотные, складчатые. Мицелий обильно разветвленный с поперечными перегородками. Конидиеносцы приподнимающиеся, очень короткие, простые или слабо разветвленные, конидии шаровидные, гладкие, просвечивающие, 2.5—3 μ в диаметре, собраны в длинные цепочки, часто согнутые в головку. Сапрофит. Часто встречается на рубашке тростника.

Trichoderma lignorum (Tode) Harz. (см. Пидопличко, 1953).

Мицелий белый, распростертый, быстро растущий, часто погруженный. Дерновинки с конидиеносцами, подушечковидные, выпуклые, в молодом возрасте белые, потом темно-зеленые. Спороношения развиваются зонально: светлые зоны стерильного мицелия чередуются с зелеными зонами спороношения. Конидиеносцы в виде боковых ответвлений гиф, вильчато или тройчато разветвленные, бесцветные. Стеригмы бутыльчатые или конусовидные, расположенные мутовками по две-три или одиночные, слегка изогнутые, размером 6—13 × 2.5—4.5 μ. Конидии округлые, 2.5—3.5 μ в диаметре, зеленые с гладкой оболочкой, собраны в головки на концах

конидиеносцев. В воде споры расплываются, остаются только конидиеносцы. В гифах образуются хламидоспоры, бесцветные, промежуточные или на концах гиф, круглые или овальные, 6—12 μ в диаметре (рис. 4).

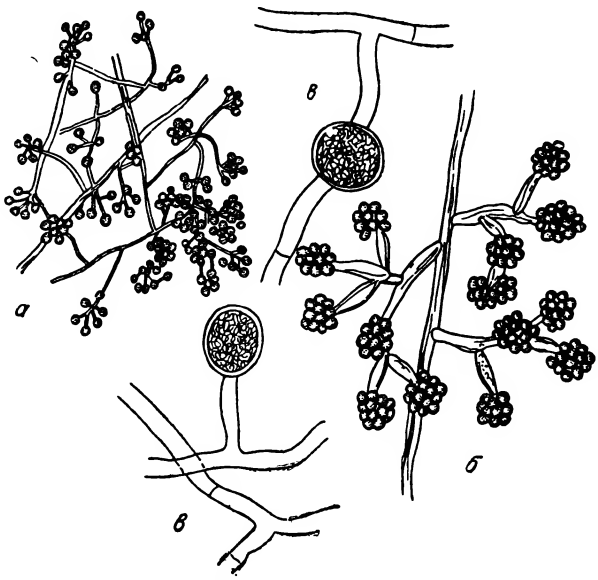


Рис. 4. *Trichoderma lignorum* Harz.

а — плодоношение (увел. 80); *б* — конидиеносцы с конидиями (увел. 600); *в* — хламидоспоры (увел. 600).

Nigrospora oryzae Petch (см. Пидопличко, 1953).

Мицелий бесцветный, разветвленный, слабо-войлочный. Конидиеносцы короткие, простые, иногда слабо разветвленные. Конидии одноклеточные, шаровидные, черные, верхушечные, одиночные, 14.6—15.3 μ в диаметре.

Cephalosporium acremonium Corda (см. Пидопличко, 1953).

Колонии плотные, пушистые, белые, затем красноватые. Гифы бесцветные, 2.5—3 μ толщины. Конидиеносцы прямостоящие, простые без перегородок, отходят от мицелия в виде боковых веточек. Конидии продолговатые, одноклеточные, образуются на верхушке конидиеносца, но не отпадают, а составляют головку, склеенную слизью. Конидии 3—4 × 1.5—2 μ, головки до 16 μ в диаметре.

Napicladium arundinaceum (Corda) Sacc. (см. Rabenhorst, 1910).

На сусловом агаре мицелий вначале грязно-бурый, войлочный, впоследствии черный, с поперечными перегородками. Конидиеносцы толстые, 4.1—6.9 μ длины, с перегородками, одиночные или слабо разветвленные. Конидии бурого цвета, одиночные, продолговатые, 57.5—77 × 12.4—18.6 μ, с 5—9 перегородками (рис. 5). Выделен с метелки тростника.

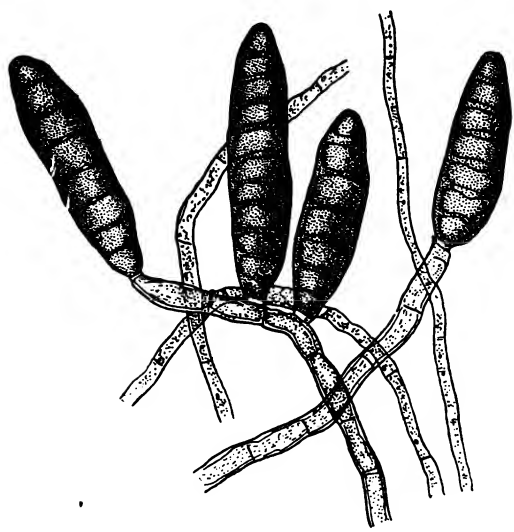


Рис. 5. *Napicladium arundinaceum* (Corda) Sacc. Конидиеносцы с конидиями (увел. 600).

Vermicularia sp. (см. Василевский и Каракулин, 1950).

Конидии веретеновидные, гиперболически согнутые, бесцветные, на одном конце более узкие, 18.6—15.5 × 6.2 μ (на естественном субстрате во влажной камере). Выделен с рубашки тростника.

На тростнике очень часто встречались *Alternaria tenuis*, *Cladosporium fasciculatum*, *Chaetomium globosum*, *Phoma arundinaceae*, *Phoma aruulta*, *Fusarium oxysporum*, часто —

Trichoderma lignorum, *Torula convoluta*, *Nigrospora oryzae*, редко — *Napicladium arundinaceum* и *Vermicularia* sp.

В настоящее время работа по изучению микофлоры тростника Астраханской области продолжается.

Литература

Билай В. Н. (1955). Фузарии. — Бранд В., Е. Батурлинский, Е. Н. Куликовская. (1956). Применение камыша в заводском домостроении. — Василевский Н. И. и Б. П. Каракулин. (1950). Паразитные несовершенные грибы, ч. II. Меланкониевые. — Иванов Н. М. (1959). Производство изделий из камыша и применение их в строительстве. В сб.: Применение камыша в строительстве. — Исаев Н. В. (1954). Камышит в строительстве. — Миллер В. В. и Е. И. Мейер. (1934). Влияние высушивания пораженной домовыми грибами древесины на их жизнеспособность. Сборник работ лаборатории хранения древесины.— Никитин Н. Н. (1935). Химия древесины, — Павлов Н. В. (1947). Растительное сырье Казахстана. — Пидопличко Н. М. (1953). Грибная флора грубых кормов. — Пирог П. И. (1957). Применение камышита в строительстве мясоперерабатывающих предприятий. — Rabenhorst L. (1910). Kryptogamen flora, IX, 2-е изд.—Saccardo P. A. (1884—1886). Sylloge fungorum, III (1884), IV (1886).

Научно-исследовательский институт «НИИСТРОЙКАМЫШ», г. Астрахань.

(Получено 30 VIII 1962).

581.84 : 582.59

Е. Я. Шершевская

К АНАТОМИИ ТРЕХ ВИДОВ *CYPRIPEDIUM*

С 7 рисунками

В народной медицине венерин башмачок пятнистый *Cypripedium guttatum* Schwartz давно известен под названием «черной травы» как средство против судорог (Нелюбин, 1835), от бессонницы, «родимца», от душевных болезней, против головной боли и т. д. В народной медицине Сибири (Уткин, 1931) он применяется при эпилепсии, головных болях, нервных заболеваниях. В Британском фармацевтическом кодексе указано, что терапевтическое действие корня венерина башмачка пятнистого подобно действию валерианы, но несколько слабее. Действующими веществами являются эфирные масла, смолы и таннин (Верещагин, Соболевская и Якубова, 1959).

Название «черная трава» это растение получило в связи с тем, что, будучи высушенным, оно приобретает черно-бурый цвет, тогда как близкие виды при высушивании не чернеют.

В настоящее время «черная трава» изучается в качестве лекарственного растения коллективом кафедр Томского медицинского института.

В результате фармакологического исследования двух видов венериных башмачков — пятнистого и крупноцветного (*C. guttatum* и *C. macranthum*) было установлено их гипотензивное и токсическое действие, которое в значительно меньшей степени выражено у башмачка крупноцветного (Желнович, 1959).

Задачей настоящей работы явилось, во-первых, изучение анатомического строения башмачка пятнистого — фармакологически активного и ядовитого растения, и, во-вторых, установление отличительных микроскопических признаков двух близких ему видов — башмачка крупноцветного и башмачка настоящего (*C. calceolus* L.), не являющихся лекарственными.

Материалом для исследования послужили высушенные растения трех видов венериных башмачков, собранные в фазе цветения в июне 1956—1960 гг. в окрестностях г. Томска (в дер. Кисловка, Колларово, Степановка, Заварзино и др.).

Анатомическому исследованию подверглись все надземные (кроме плодов и семян) и подземные органы.

Венерины башмачки относятся к семейству орхидных (*Orchidaceae*). Это многолетние травянистые растения, довольно широко распространенные на земном шаре.

По данным П. Н. Крылова (1929), венерины башмачки — пятнистый и крупноцветный — в больших количествах встречаются в восточной части СССР, тогда как башмачок настоящий более обычен в европейской части Союза. Они обитают на богатой перегнойной почве тенистых лесов, на болотах и лугах, по оврагам.

Венерин башмачок пятнистый — невысокое (от 15 до 30 см) травянистое растение с тонким шнуровидным корневищем, от узлов которого отходят тонкие корневые мочки (придаточные корни). При основании стебель охвачен двумя буроватыми листовыми влагалищами, а примерно на середине стебля имеются два очередных сидячих листа со стеблеобъемлющим основанием. Листья эллиптические, заостренные, от 6 до 12 см длины и 3—5 см ширины, с дугонервным жилкованием. Стебель наверху заканчивается одним цветком, имеющим при основании небольшой (около 2 см длины) листовидный эллиптический прицветник. Цветок зигоморфный с длинной нижней завязью, являющейся как бы продолжением цветоножки. Околоцветник до 4.5 см длины, фиолетово-розовый, с белыми крапинками. Лепестков 6, два нижних срослись в один двузубчатый. Один из лепестков вздут наподобие туфельки (башмачка) и носит название губы. Тычинок 2, нити их сращены с коротким столбиком пестика в колонку. Имеется еще одна недоразвитая тычинка — стаминодий, широкояйцевидный, сидячий. Рыльце щитковидное с шероховатой поверхностью. Пыльца одиночная, погруженная в липкую массу. Плод — коробочка, раскрывающаяся 6 продольными щелями. Семена очень мелкие, безбелковые, с широкой и прозрачной, в виде сетки оболочкой.

Венерин башмачок крупноцветный, имеет стебель высотой до 40 см, легко отличим с первого взгляда по более крупному одиночному цветку, величиной до 10 см, лилово-розового цвета с темными жилками; у него на стебле 3—4 листа, корневище довольно толстое, ползучее, со сближенными узлами, густо усаженными корневыми мочками.

Венерин башмачок настоящий достигает высоты до 50 см, обычно имеет 2—3 крупных цветка (иногда до 9 см длины), с лепестками красно-бурого цвета и светло-желтой с красными крапинками губой, которая значительно короче остальных лепестков. Листьев на стебле 3—4.

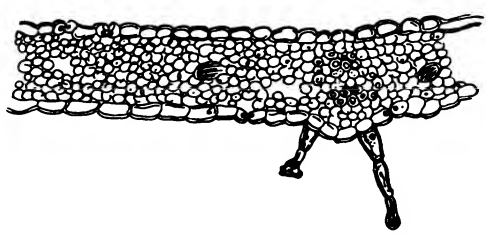


Рис. 1. Поперечный срез листа венериного башмачка пятнистого. (Увел. 80).

Для орхидей характерен симбиоз с эндофитными грибами (микориза). Как показал впервые Н. Бернар (Bernard, 1899 г.), в естественных местообитаниях прорастание семян орхидных невозможно без симбиотических грибов.

Бургеф (Burgeff, 1936; цит. по В. А. Поддубной-Арнольди, 1957) выделил из клеток коры корней и корневищ значительное количество грибов, живущих в симбиозе с орхидеями. Многие из них относятся к низшим базидиомицетам (к роду *Rhizoctonia*).

Бернар и Бургеф изучали прорастание семян орхидных под влиянием эндофитных грибов. Они предполагают, что под воздействием грибов крахмал в клетках зародыша превращается в сахар, вследствие чего повышается концентрация клеточного сока и увеличивается осмотическое давление, а все это стимулирует прорастание семян. Их предположение подтвердилось при выращивании орхидей на искусственных питательных средах с добавлением сахара, что имело огромное значение в преодолении трудностей их культуры.

Перейдем к описанию анатомического строения венериного башмачка пятнистого. На поперечном срезе видно, что листья имеют изолатеральное строение, все клетки мезофилла изодиаметричны (рис. 1); некоторые из них обладают несколько удлиненной формой и содержат рафиды.

Клетки верхнего и нижнего эпидермиса извилистые, округло-овальные устьица имеются на верхней и нижней сторонах листа. На эпидермисе нижней поверхности листа есть головчатые 2—3-клеточные волоски, конечная клетка которых заполнена бурым содержимым. По краю листовой пластинки расположено множество простых 2—5-клеточных волосков, несколько согнутых, с заостренными или туповатыми конечными клетками. Отдельные клетки этих волосков часто находятся в спавшемся состоянии. Многие простые волоски также заполнены бурым содержимым (рис. 1).

Анатомическое строение стебля полностью соответствует типичному строению стебля однодольных. Стебель покрыт эпидермисом, далее располагаются паренхимные клетки основной ткани, которая пронизана множеством закрытых коллатеральных проводящих пучков. Сердцевина рыхлая, в центре частично разрушена. В паренхимных клетках основной ткани кое-где встречаются рафиды. Клетки эпидермиса вытянуты вдоль оси стебля, имеются овальные устьица. Волоски, покрывающие стебель, имеют различное строение в разных частях стебля. В нижней части стебля они длинные, тонкостенные, 7—8-клеточные, с расширенной базальной клеткой, эпидермальные волоски средней части стебля короче — 3—4-клеточные, также простые, в верхней части стебель покрыт 2—5-клеточными головчатыми волосками (рис. 2).

Клетки эпидермиса листовых влагалищ прямостенные, устьица имеются на верхней и нижней сторонах влагалища; в клетках мезофилла встречаются кристаллы оксалата кальция в виде рафид. На листовых влагалищах многих растений были обнаружены членистые гифы гриба, своеобразной формы органы спороношения и споры (рис. 3).

Препараты с грибами окрашивались 1%-ным водным раствором анилинового голубого после предварительной обработки (по Н. А. Наумову, 1932) смесью 95%-го спирта (9 частей) и уксусной кислоты (1 часть). На слабо окрашенном фоне пластинки листового влагалища споры и гифы приобретали интенсивно синюю окраску.

Анатомическое строение прицветника сходно со строением листа, отличаясь, однако, боль-

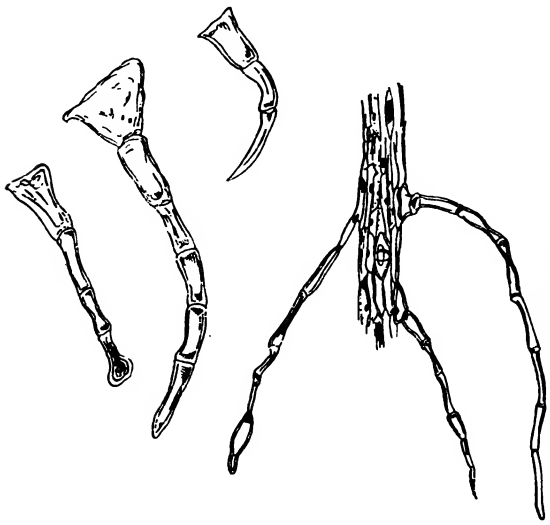


Рис. 2. Эпидермис нижней части стебля с волосками (увел. 56) и эпидермальные волоски различной формы у венериного башмачка пятнистого. (Увел. 120).

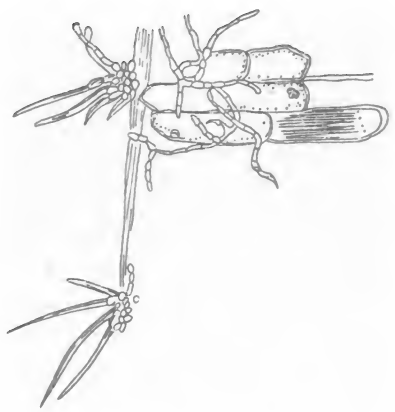


Рис. 3. Эпидермис листовых влагалищ с гифами и спорами гриба. (Увел. 280).

шим количеством эпидермальных головчатых 2—6-клеточных волосков на его верхней и нижней сторонах.

Эпидермис завязи состоит из 4—5-гранных клеток с хорошо заметными крупными ядрами. Много мелких устьиц. Здесь наблюдается обилие 2—4-клеточных головчатых волосков описанного выше строения. В паренхиме стенок завязи много рафид. Завязь одногнездная с тремя двурогими плацентами и множеством семяпочек (рис. 4).

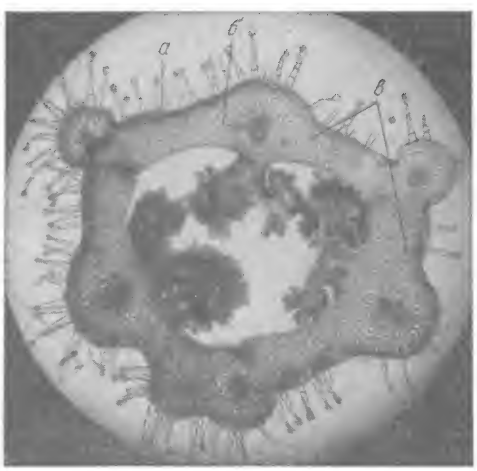


Рис. 4. Поперечный срез завязи венериного башмачка пятнистого. (Увел. 140).
а — эпидермис; *б* — сосудисто-волокнистый пучек; *в* — паренхима.

В лепестках венчика клетки эпидермиса с извилистыми стенками, характерные простые и головчатые волоски, большое количество рафид.

Эпидермис пыльцевых мешков имеет оригинальное строение: клетки его округлоовальной формы, клеточная оболочка неравномерно утолщена, образуя множество длинных, доходящих почти до середины клетки, тонких заостренных выростов. Ядра крупные, хорошо заметные. Пыльца овальной формы, с гладкой оболочкой, густой протоплазмой и крупным ядром (рис. 5).

В месте перехода надземного стебля в корневище по периферии расположен слой коллатеральных закрытых пучков. Ближе к центру располагаются концентрические (центрофлоэмные) пучки. Сердцевина в корневище крупноклеточная, тонкостенная. В некоторых клетках основной паренхимы встречаются рафиды. Снаружи корневище покрыто эпидермисом. Ребристости, характерной для надземного стебля, нет.

В месте отхождения корневых мочек корневище на поперечном срезе имеет несколько иное строение. Под эпидермисом располагается довольно толстым слоем коровая паренхима из крупных тонкостенных клеток, заполненных мелкими крахмальными зернами (при действии раствором Люголя зернышки окрашивались в темно-синий цвет). В некоторых клетках видны рафиды. Кора отделена от центрального цилиндра эндодермой. В центральном цилиндре имеется несколько концентрических (центрофлоэм-

ных) пучков (при действии концентрированной соляной кислоты и флороглюцина большинство клеток эндодермы, сосуды и древесные волокна окрашивались в вишневый цвет, давая реакцию на одревеснение). Имеется небольшая сердцевина.

На поперечном срезе корневой мочки сразу бросается в глаза типичное первичное строение корня; за широким кольцом коровой паренхимы в середине расположен центральный цилиндр. Эндодерма выражена отчетливо. В центральном цилиндре хорошо заметен 6-лучевой радиальный проводящий пучок. Реакция с флороглюцином и соляной кислотой выявила одревеснение элементов ксилемы и большинства клеток эндодермы (кроме пропускных клеток). С помощью раствора Люголя обнаружено большое количество крахмальных зерен в паренхиме первичной коры.



Рис. 5. Эпидермис пыльцевых мешков и пыльца венериного башмачка пятнистого. (Увел. 280).

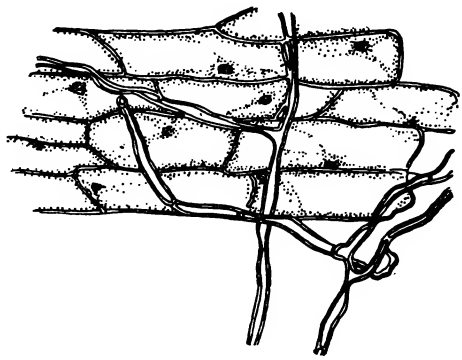


Рис. 6. Гифы гриба на эпидермисе корня. (Увел. 56).

Клетки кончика корня имеют паренхимную овальную форму, в них видны ядра и густое содержимое; клетки корневого чехлика слегка вытянутые, многогранные. Интересно наличие огромного количества вертикально расположенных рафид (параллельно оси корня).

На эпидермисе корня и корневища во всех изученных нами образцах обнаружены гифы эндофитного гриба; гифы членистые, переплетенные, бурого цвета. Клетки эпидермиса вытянутые, с крупными ядрами (рис. 6).

Микроскопическое изучение двух других видов венериных башмачков — крупноцветного и настоящего — обнаружило наличие у них анатомического строения, во многом сходного со строением описанного вида. Некоторые отличия между этими видами заключаются в следующем.

У венериного башмачка крупноцветного эпидермис стебля в нижней части без трихом, в средней части стебля множество длинных 6-клеточных простых волосков со спавшимися клетками; в верхней части стебля — небольшое количество длинных простых волосков. На эпидермисе завязи волосков почти нет.

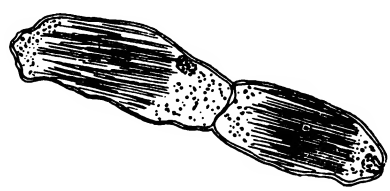


Рис. 7. Клетки с рафидами в мезофилле листа башмачка настоящего. (Увел. 280).

У венериного башмачка настоящего эпидермис стебля в нижней части почти без волосков; в средней части имеются простые и головчатые волоски, преимущественно 3-клеточные; в верхней части стебля эпидермис покрыт простыми 3—6-клеточными волосками, несколько загнутыми, и 3—4-клеточными головчатыми волосками. Клетки с рафидами часто располагаются по 2—3 вместе, что значительно реже наблюдается у башмачка пятнистого (рис. 7).

Кроме того, имеются более мелкие отличия, касающиеся формы клеток эпидермиса, лепестков венчика, расположения устьиц и количества волосков на лепестках.

Итак, при исследовании венериного башмачка пятнистого установлены некоторые микроскопические признаки, которые могут быть использованы для его диагностики при анализе лекарственного сырья. Сравнительно-анатомическое изучение трех видов венериных башмачков показало, что анатомическое строение всех органов у них очень сходно. Различия касаются только некоторых деталей. В связи с тем, что отличия в анатомическом строении изученных видов незначительны и не всегда четко выражены, мы полагаем, что для их дифференцирования следует пользоваться морфологическими критериями, а при определении видовой принадлежности высушенного сырья руководствоваться тем, что только вегетативные части венериного башмачка пятнистого при высушивании принимают черно-бурую окраску, тогда как у близких видов они сохраняют зеленый цвет. Это связано, по-видимому, с особенностями химического состава этих видов растений, который пока не изучен.

Литература

Верещагин В. И., К. А. Соболевская, А. И. Якубова. (1959). Полезные растения Западной Сибири. — Джапаридзе Л. И. (1953). Практикум по микроскопической химии растений. — Желнович Л. И. (1959). К фармакологии кукушкиных башмачков. В сб.: Нов. лекарств. раст. Сибири, их лечебн. препараты и применение. Тр. Томск. гос. мед. инст., 5. — Клера О. (1902). Заметки о двух уральских *Cypripedium'ax* (*C. guttatum* и *C. macranthum*). Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 3, 2. — Крылов П. Н. (1929). Флора Западной Сибири, 3. — Наумов Н. А. (1932). Методы микроскопических исследований в фитопатологии. — Нелюбин А. П. (1835). Черная трава, сапожок, или башмачок (*Cypripedium*, *C. guttatum*) как простонародное средство при судорогах и «родимце» у детей. Друг здравия, 22. — Поддубная-Арнольди В. А. (1957). Орхидеи и их культура. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Флора СССР. — Уткин Л. А. (1931). Народные лекарственные растения Сибири. Тр. н.-и. инст. пром., 434, 24.

Томский
медицинский институт.

(Получено 26 III 1962).

576.312 : 581.15 : 582.951

Н. А. Лебедева

ПОЛУЧЕНИЕ ПОЛИПЛОИДОВ У НЕКОТОРЫХ САМОСТЕРИЛЬНЫХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ

Наиболее эффективным методом получения полиплоидов различных видов картофеля является обработка семян водным раствором колхицина. Но, к сожалению, этот метод не может быть применен ко всем видам и образцам картофеля, так как многие из них стерильны и не дают семян при самоопылении. У таких видов приходится прибегать к обработке растворами колхицина клубней или ростков. При проращивании клубней на водных растворах колхицина или на колхицинном агар-агаре возникают, как правило, только химерные растения с очень небольшими участками полиплоидной ткани. Это происходит вследствие того, что росток картофеля имеет несколько точек роста, просыпающихся в разное время, а колхицин действует только на делящиеся клетки; в той точке роста, где происходит деление клеток, под воздействием колхицина число хромозом удваивается и вслед за тем в ней наступает неизбежное замедление ростовых процессов. Задержка в росте обусловлена, с одной стороны, замедленным темпом деления клеток с удвоенным набором хромозом и, с другой, по-видимому, ядовитым действием колхицина на ткани. Колхицинированные ростки или клубни высаживаются в почву и здесь у них просыпаются другие точки роста, которые обгоняют в росте и развитии те, на которые подействовал колхицин. Выдерживать в растворе колхицина ростки или клубни более длительное время с тем, чтобы колхицин мог подействовать на все точки роста, также нельзя, так как при этом они погибают. Штельцнер (Stelzner, 1941) предложил опускать клубни картофеля ростками в раствор колхицина и помещать их в вакуум-эксикатор, из которого затем выкачивается воздух, при этом раствор колхицина входит в ростки. Хулевич (Hulewicz, 1957) для получения полиплоидов у трав предложил предварительно проращивать их на агар-агаре, а затем ростки обрабатывать раствором колхицина в вакуум-эксикаторе.

Мы в своей работе в известной мере соединили оба эти метода. Наши опыты проводились в 1958—1959 гг. в Пушкинских лабораториях Всесоюзного института растениеводства.

Клубни двух диплоидных культурных видов картофеля *Solanum rybinii* Juz. et Buk. (2n=24) и *S. phureja* Juz. et Buk. (2n=24) с ростками длиной в 1.5—2 см помещались в стеклянные бюксы и заливались 2%-м раствором агар-агара так, чтобы он закрыл весь клубень и основание ростка с бугорками корешков (можно также снять с клубней ростки и их залить в нижней части агар-агаром). Когда агар-агар в бюксах застывал, мы заливали его водным раствором колхицина в концентрации 0.5%. Раствор этот должен полностью покрывать все ростки. Бюксы помещались в вакуум-эксикатор и из него с помощью насоса откачивался воздух в течение 10—15 минут. Из межклетников в ростках воздух пузырьками выходит через раствор колхицина, а последний проникает в межклетники. В первый момент после открывания вакуум-эксикатора (воздух надо впускать медленно, чуть-чуть приоткрывая кран) ростки выглядят полупрозрачными, это показывает, что в них вошел раствор колхицина. После этого раствор колхицина из бюксов выливался (он может быть использован снова), клубни извлекались

из агар-агара, обмывались в воде и высаживались в горшки с хорошей перегнойной почвой.

Вследствие того, что корневая система растений не была повреждена колхицином, растения очень быстро трогались в рост. Обработанные в вакуум-эксикаторе клубни *S. rybinii* дали в скором времени дружные всходы. Разные побеги одного и того же растения, выросшего из одного клубня, были различны: одни имели более темно-зеленые листья, грубоватые на ощупь, и доли листа, сложенные лодочкой по средней жилке. На других побегах листья были более светлыми. Отличались побеги и по толщине стеблей: у одних они были значительно толще, чем у других. Предварительный цитологический анализ показал, что все эти растения были химерами, одни корешки имели в клетках по 24 хромозомы, как у исходного вида, другие — по 48 хромозом. Тогда мы, применяя глазомерную оценку, отчеренковали побеги с более толстыми стеблями и более темными, толстыми листьями и отсадили их в отдельные горшки. Когда побеги хорошо укоренились, с них были срезаны и зафиксированы кончики корней. Цитологический анализ показал, что большинство этих растений были тетраплоидными и имели в клетках корней по 48 хромозом. К осени у них завязалось некоторое количество клубней. Клубни были несколько крупнее, чем у контрольных растений. Цветки тетраплоидов отличались от диплоидных бóльшими размерами всех частей. Одно тетраплоидное растение оказалось очень фертильным и к осени дало массу ягод от самоопыления, тогда как все контрольные (диплоидные) растения при самоопылении совершенно не образовали ягод. Ягоды тетраплоида были крупные, количество семян в них колебалось от 12 до 35. На следующий год сеянцы, выращенные из этих семян, снова проверялись цитологически, все они оказались тетраплоидными.

Для получения тетраплоидов *S. phureja* было выбрано одно из растений этого вида с белыми клубнями. Половину клубней мы высадили в качестве контроля, другая половина подверглась обработке в вакуум-эксикаторе. Все 6 растений, выросших из обработанных колхицином клубней, при предварительном цитологическом анализе оказались химерами. От этих растений было отчеренковано 10 побегов, отличавшихся толстым стеблем и более крупными размерами листьев. После укоренения мы их снова проверили цитологически. 8 укоренившихся растений оказались тетраплоидами. В отличие от диплоидов они имели более толстые стебли, интенсивно окрашенные антоцианом, и большие темно-зеленые более толстые листья с более широкими долями, чем у диплоидов. Черешки листьев были интенсивно окрашены антоцианом. Цветки темно-сиренево-розовые (у диплоидных растений цветки окрашены в более светлые тона). Все части цветка крупнее, чем у диплоида, столбик короткий, не выступает, как у диплоида, над тычинками. Поры тычинок открываются над рыльцем, и большая часть пыльцы не попадает на рыльце, что, возможно, затрудняет самоопыление. Только одно из растений дало ягоду от самоопыления (диплоидные растения ягод от самоопыления совсем не дали). Часть семян из ягоды после их созревания была пророщена, и растения проверены цитологически: они оказались также тетраплоидными. К осени от всех этих растений были получены клубни.

Описанный метод получения полиплоидов у картофеля удобен тем, что для удвоения числа хромозом можно выбрать любое растение с определенными признаками и свойствами, тогда как при семенном воспроизведении многие виды дают расщепление по многим признакам. Можно этот метод рекомендовать и для других растений, особенно для тех, у которых корневая система очень чувствительна к повреждениям колхицином.

Литература

Букасов С. М. и А. Я. Камераз. (1955). Основы селекции картофеля. — Лебедева Н. А. (1955). Получение полиплоидов у некоторых диких видов картофеля. Бот. журн., 4. — Лебедева Н. А. (1959). Изменение картофеля (*Solanum* spp.) при полиплоидии. Бот. журн., 8. — Лебедева Н. А. (1960). Получение полиплоидов диких видов картофеля. ДАН СССР, 134, 5. — Рыбин В. А. (1940). Получение тетраплоидов у *Solanum rybinii* Juz. et Buk. при помощи колхицина. ДАН СССР, 27, 2. — Hulewicz D. (1957). Eine neue Methode zur Colchicinbehandlung der Gräser. Züchter, 27, 7. — Stelzner G. (1941). Colchicininduzierte Polyploidie bei *Solanum tuberosum* L. Züchter, 13, 6.

г. Ленинград.

(Получено 31 I 1963).

582.142 : 582.97

Г. Н. Зайцев

О ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН ЖИМОЛОСТИ РАЗНЫХ СРОКОВ ХРАНЕНИЯ

С 1 рисунком

Способность семян длительное время сохранять всхожесть является весьма важным их свойством. Если семена сохраняют достаточно высокую всхожесть, хотя бы два-три года, их можно собирать не ежегодно (а через год-два), что дает некоторую экономию средств. Знание продолжительности сохранения всхожести семян и скорости ее падения позволяет более уверенно и точно планировать работу на питомниках и определять нормы высева семян различных сроков сбора.

В статье использованы данные, полученные мною в 1952—1953 гг. и в 1955—1957 гг. в результате работы в семенной лаборатории Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН'а) под руководством О. А. Пидотти, за что я приношу ей благодарность. Всего в опытах использовано 23 вида и 2 разновидности, принадлежащих к различным подродам и секциям жимолости. Семена для опытов собирались с проверенных (определенных автором растений в Ботаническом саду БИН'а в Ленинграде, за исключением семян *Lonicera ferdinandii*, *L. nummulariifolia*, *L. olgae* и видов, перечисленных в табл. 2, полученных из других географических пунктов. Проращивание велось в чашках Петри на фильтровальной бумаге в комнате при температуре, которая составляла большей частью около 10°, иногда подымаясь до 18°, и в аппарате для проращивания семян в лаборатории.

Для опытов брались почти во всех случаях 100 семян, иногда больше 100, и в пяти случаях 25 семян. Проращивание велось до тех пор, пока не становилось ясно, что оставшиеся семена не прорастут, т. е. когда семена или прорастали или загнивали.

Исследовались следующие показатели: 1) продолжительность сохранения всхожести; с этой целью проращивались семена, хранившиеся от 0.5 года до 15 лет в сухом умеренно теплом помещении; 2) длительность периода между закладкой семян на проращивание и появлением первых всходов; 3) число семян, проросших в первый день прорастания. Для определения этих показателей семена проращивались после 1, 2, 3 и 4 лет хранения в тех же условиях.

Опыты выявили (табл. 1), что после полугода, 1, 2 и 3 лет хранения в сухом умеренно теплом помещении всхожесть семян жимолости в среднем соответственно равна 85, 71.5, 71.4 и 52%. Большинство видов после 4 лет хранения сохраняет практически достаточную всхожесть семян — в среднем равную 36%. Затем всхожесть резко падает и после 5 лет хранения составляет всего 6%. В известной мере сохраняют всхожесть (в указанных выше условиях до 6 лет) семена *L. longipes*, *L. tatarica* var. *alba* и *L. tatarica* var. *rosea*. К этому времени их всхожесть соответственно равна 1, 3 и 0.5%. Раньше других теряют всхожесть мелкие семена *L. altaica* и *L. pallasii* (виды, близкие к *L. coerulea*); их всхожесть на 3-й год хранения составляет 12% (тогда как средняя для всех испытанных видов равна 52%), а на 4-й год исчезает совсем. Многие цифры в табл. 1 являются средними данными для 2—7 образцов одного вида, взятых из географически разных мест их произрастания. По некоторым годам данные отсутствуют, так как у нас не было семян с соответствующей длительностью хранения, однако на точность линии регрессии на рисунке это не должно влиять заметным образом, если принять во внимание свойства рендомизированной выборки, чем по сути дела и являются данные таблицы. На рисунке проведена эмпирическая линия регрессии (падения) всхожести, проведенная по способу равновесия точек. Экстраполяция ее к оси ординат выявила 100%-ю всхожесть семян сразу после созревания, что является хорошим подтверждением правильности линии регрессии, так как теоретически у семян в это время должна быть (потенциально) 100%-я всхожесть. Линии, ограничивающие заштрихованное поле, были проведены по крайним точкам (эмпирические данные) и дают представление о степени рассеивания (разброса); например, на 3-й год хранения всхожесть у семян жимолости может колебаться от 16 до 55%.

В среднем (для всех испытанных видов) семена жимолости после хранения в течение 1—4 лет прорастают через 29 дней. Быстрее всего, через 9 дней, начинали прорастать семена отдельных образцов *L. albertii* и *L. ruprechtiana*. Сбработка данных методами биометрии не дает основания утверждать, что срок хранения семян заметно влияет на продолжительность периода до начала прорастания семян ввиду недостаточной величины критерия достоверности полученного нами показателя корреляции. Однако отмечена тенденция к запаздыванию прорастания у долго хранившихся семян.

Из табл. 2 видно, что в открытом грунте средняя продолжительность периода между посевом и появлением первых всходов несколько больше, чем в условиях лабораторного опыта. Однако эти величины являются весьма приблизительными ввиду того, что для полевого испытания были взяты не те виды, которые использовались для лабораторных опытов. В условиях, близких к грунтовым, А. А. Петрова (1952) изучала скорость появления всходов без стратификации семян у древесных растений, в том числе

ТАБЛИЦА 1

Особенности прорастания семян видов *Lonicera* L. разного срока хранения

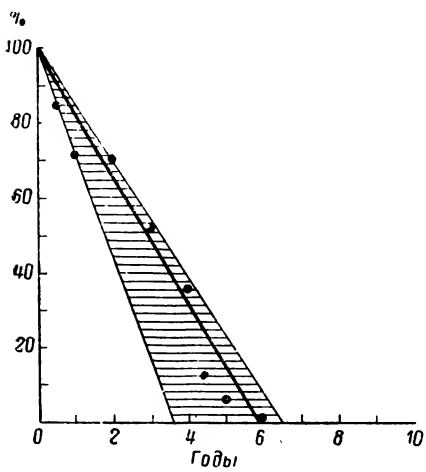
Виды	Всхожесть (в %) в зависимости от продолжительности хранения (в годах)											Число дней между закладкой семян и появлением первых всходов после хранения в течение разных сроков (в годах)				Продолжительность прорастания (в днях) после хранения в течение разных сроков (в годах)			
	0.5	1	2	3	4	5	6	7	10	13	15	1	2	3	4	1	2	3	4
Lonicera albertii Reg.	—	70	—	—	—	3	—	—	—	—	0	9	—	—	—	281	—	—	—
L. alpigena L.	—	84	80	25	—	0	0	—	—	—	—	87	98	87	—	13	2	13	—
L. altaica Pall.	—	84	90	12	0	—	0	0	—	—	—	13	13	13	—	31	74	74	—
L. altmannii Reg.	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. caucasica Pall.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—
L. chamissoi Bunge	—	63	—	—	—	0	—	—	—	—	—	13	—	—	—	110	—	—	—
L. dioica L.	96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	40	—	—	—	40	—	—	—
L. ferdinandii Franch.	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. flavida Rehd.	59	100	72	47	62	—	—	—	—	—	—	66	17	34	34	60	70	66	66
L. gibbiflora Dipp.	78	91	—	85	80	4	0	—	—	0	—	43	—	17	28	60	—	17	59
L. longipes Pojark.	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. maximowiczii Reg.	—	—	64	—	6	—	—	—	—	—	—	—	17	—	44	—	50	—	56
L. micrantha Reg.	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	—	—	—	49	—	—	—
L. muscaviensis Rehd.	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. nigra L.	84	30	74	29	2	—	0	—	—	—	—	31	28	55	87	27	95	77	13
L. nummulariifolia Jaub. et Spach.	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. occidentalis Hook.	78	94	—	93	89	—	—	—	—	0	—	51	—	22	28	56	—	65	59
L. olgae Reg. et Schmalh.	—	—	—	—	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	—	—	—	74
L. pallasii Ledeb.	—	76	—	12	0	—	—	—	—	0	—	13	—	13	—	54	—	54	—
L. pseudochrysantha Rehd.	—	92	95	98	36	—	—	—	—	—	—	9	9	9	13	64	78	64	74
L. ruprechtiana Reg.	—	78	42	64	31	0	—	0	—	0	—	9	13	34	13	58	87	256	36
L. tatarica L.	98	81	78	1	70	—	—	—	—	0	—	32	13	34	13	50	81	0	74
L. tatarica var. *alba* Loisel.	—	—	—	—	—	36	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. tatarica var. *rosea* Reg.	89	93	52	84	29	3	0.5	0	—	0	—	41	13	13	13	58	74	42	42
L. xylosteum L.	93	68	67	73	26	0	—	—	—	0	0	35	20	34	44	62	48	98	88
Сумма	765	1214	714	623	457	46	4.5	0	0	0	0	522	241	365	330	1073	659	826	641
Средние	85	71.5	71.4	52	36	6	0.64	—	—	—	—	32.6	24.1	30.4	30	67	65.9	69	58.3

ТАБЛИЦА 2

Скорость появления всходов различных видов *Lonicera* в открытом грунте

Виды	Продолжительность времени между посевом и появлением всходов (в днях)
Lonicera myrtillus Hook. et Thoms.	34
L. thibetica Bur. et Franch.	42
L. tomentella Hook. et Thoms.	28
L. obovata Royle ex Hook. et Thoms.	35
L. microphylla Willd.	42
L. iberica Bieb.	49
L. glehnii Fr. Schm.	75 (60—90)
L. webbiana Wall.	21
L. adenophora Franch.	21
L. notha Zab.	30
Среднее	37.7

у 13 видов жимолости. Эти данные для одних и тех же видов несущественно отличаются от приведенных здесь. Однако тот факт, что семена жимолости в стратификации почти не нуждаются, в практике питомников, в частности Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, был известен гораздо раньше.



Всхожесть семян различных видов жимолости в зависимости от срока их хранения.

Толстая прямая линия — эмпирическая линия регрессии всхожести; *заштрихованное поле* — отклонения от нее; *точки* — эмпирические данные по годам; *по оси ординат* — всхожесть семян в процентах; *по оси абсцисс* — продолжительность хранения семян до проращивания (в годах).

В большей степени, чем от срока хранения, время начала прорастания зависит от температуры окружающей среды; так при 10° прорастание начинается на 10—20 дней позже, чем при 20°. Переменная влажность также отрицательно сказывается на прорастании семян жимолости. Но переменная температура в оптимальных границах на прорастание влияет положительно, как это отметили для *L. tatarica* Крокер и Бартон (1955).

Период прорастания всех живых семян у испытанных видов жимолости составляет в среднем около 2 месяцев. После 4 лет хранения длительность его несколько возрастает. В отдельных случаях период прорастания бывает очень растянут. В наших опытах у *L. albertii* он длился 281 день, у *L. ruprechtiana* 256 дней. Но обычно такое запаздывание прорастания наблюдается у одного или нескольких семян. Быстро и дружно прорастают, иногда за 11 дней, семена *L. nigra* первого года хранения.

Число семян, проросших в 1-й день проращивания, как показали наблюдения, отчасти зависит от продолжительности хранения семян; чем дольше семена лежат, тем обычно меньше семян прорастает в 1-й день.

Максимум прорастания у большинства видов жимолости наблюдается на 42-й день после закладки семян на проращивание.

Через 8—20 дней после того оболочка семени лопается по шву (табл. 3), появляются семядоли. Семенная кожура в виде колпачка держится на верхних концах семядолей еще 2—4 дня, реже до 7 дней. Через 12—24 дня после сбрасывания семенной кожуры появляются первые настоящие листья, затем, через 10—15 дней, вторые листья, еще через 7—10 дней третьи листья, и через 20—30 дней после появления третьих — четвертые листья. Любопытно, что время наступления всех этих фаз, в том числе и фазы появления семядолей,[1] довольно сильно колеблется у разных видов и в пределах одного вида, но время появления первых настоящих листьев (в среднем 71 день) после закладки

[1] Здесь имеется в виду освобождение семядолей от семенной кожуры.

ТАБЛИЦА 3

Время наступления фаз прорастания семян и роста сеянцев *Lonicera* (в днях от момента посева)

Вид	Появление трещины на семени	Появление зеленых оснований семядолей из семенной кожуры	Сбрасывание семенной кожуры	Появление первых настоящих листьев	Появление вторых листьев	Появление третьих листьев	Появление четвертых листьев
L. albertii Reg. .	66	—	—	—	—	—	—
L. alpigena L. . .	60	—	—	5	—	—	—
L. dioica L. . . .	—	—	—	50	84	—	—
L. flavida Rehd.	54 (47—60)	75 (70—80)	78 (72—84)	84	95	—	—
L. gibbiflora Dipp.	—	—	36	50	53	60	93
L. occidentalis Hook.	48	77 (84—69)	81 (76—86)	—	—	—	—
L. tatarica L. . .	47	60	66 (62—69)	84	—	—	—
L. tatarica var. *rosea* Reg. . . .	47	55	49 (36—62)	72 (60—84)	76	—	—
L. xylosteum L. .	46	—	69	84	—	—	—

семян на проращивание имеет небольшую дисперсию. Возможно, что фаза появления первых листьев в большей степени, чем предыдущие фазы, зависит от внешних условий, которые для растений всех испытанных видов были примерно одинаковыми и поэтому могли привести к сходному для всех их результату. Отмечено, что на долго не менявшейся фильтровальной бумаге, которая служила ложем для прорастания, вокруг семян появлялись выделения коричневого цвета; при этом скорость прорастания замедлялась, что может служить подтверждением данных о влиянии семенных вытяжек на прорастание семян (Аксентьев, 1927; Благовещенский и Кудряшова, 1952).

В заключение отметим, что семена жимолости могут быть использованы для посевов после 4 лет хранения в комнатных условиях; исключение составляют семена мелкосеменных видов (*L. coerulea* L. и близкие к ней виды), которые практически можно использовать при хранении не более 3 лет.

Литература

Аксентьев Б. Н. (1927). О влиянии семенных вытяжек на прорастание семян. Журн. русск. бот. общ., 12. — Благовещенский А. В., Н. А. Кудряшова. (1952). О тормозителях прорастания в созревающих семенах. Бюлл. Главн. Бот. сада АН СССР, 13. — Крокер В. и Л. Бартон. (1955). Физиология семян.— Петрова А. А. (1952). О выращивании древесных растений без стратификации семян. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 13.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 III 1962).

582.28 (571.631

Э. З. Коваль

К ИЗУЧЕНИЮ ФЛОРЫ ГРИБОВ ЗАПОВЕДНИКА КЕДРОВАЯ ПАДЬ (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

Заповедник Кедровая падь находится в Хасанском районе, на западном берегу Амурского залива. Организован еще в 1916 г. и является старейшим не только на Дальнем Востоке, но и в пределах СССР. Сейчас заповедник считается одним из самых интересных уголков дальневосточной флоры, сохранившейся на юге Приморья. Общая площадь его 17 897 га.

По геоботаническому районированию СССР заповедник находится в зоне хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока, в южной части хвойно-широколиственной

природной области, в Барабашско-Владивостокском Приморском горно-долинном округе широколиственных и чернопихтово-широколиственных лесов; этот округ входит в состав маньчжурской природной провинции лиановых широколиственных и смешанных лесов с грабом (Колесников, 1955). Климат влажный, мусонного характера. От климата других районов Дальнего Востока отличается устойчивым проникновением во вторую половину лета влажного морского тропического воздуха, приносящего с собой сравнительно много осадков. Наименьшее количество осадков выпадает в зимний период. Весна холодная, затяжная, из-за чего часто наблюдается более позднее развитие растительности. Среднегодовая температура воздуха составляет около 4°. Среднегодовое количество осадков — 800—850 мм. Длина вегетационного периода около 200 дней. Преобладающая форма рельефа — горные хребты (Гаккелевский и Сухореченский), представляющие восточные отроги нагорья Чанбайшань, расположенного в Северной Корее и юго-восточной Маньчжурии. Самые высокие точки — г. Угловая (697.5 м) и г. Крестовая (612.8 м). Высших растений насчитывается в заповеднике около 700 видов (по сообщению Д. П. Воробьева).

Микофлора юга Приморья своеобразна и интересна, чрезвычайно богата в видовом отношении. О слабой изученности ее свидетельствует нахождение в заповеднике большого числа видов, ранее не известных у нас в стране, а также видов, оказавшихся новыми для науки (Васильева, 1959а, 1959б, 1959в, 1960а, 1960б; Васильева и Сосин, 1959; Николаева и Васильева, 1959; Любарский, 1959).

Грибы заповедника нами изучались в течение пяти вегетационных периодов в 1955—1959 гг. Для сбора материала применялся в основном экскурсионный метод, только над несколькими видами были проведены экспериментальные исследования (Коваль, 1960). Кроме того, наблюдения и сбор материалов регулярно проводились на 10 пробных площадях в разных типах леса, по общепринятой методике (Васильева, 1959а, 1959б, 1959в).[1] Мы изучали все группы грибов, кроме агариковых.

В результате обработки свыше 4000 образцов нами установлено 1098 видов грибов, в том числе архимицетов 6 видов, фикомицетов 26, аскомицетов 410, базидиомицетов 333, несовершенных 323 вида, что увеличивает сведения о сумчатых и несовершенных грибах Приморья почти вдвое. Обнаружены 51 вид и 4 формы грибов, новые для флоры СССР, преимущественно дальневосточные эндемы или американо-дальневосточные виды, а 30 видов описаны как новые для науки (Коваль, 1961а, 1961б, 1961в, 1961г, 1961д).

Для микофлоры заповедника характерно: наличие многих влаголюбивых видов грибов из различных групп; обильное развитие в июне—июле грибов из родов *Aleurodiscus*, *Calocera*, *Exidia*, *Hirneola*, *Leotia*, *Tremella*, а в июле—августе — *Clavaria*, *Hiericium*, *Xylaria*; наличие многих дальневосточно-американских видов и дальневосточных эндемов, а также присутствие некоторых тропогенных элементов. Особенностью микофлоры можно считать также массовое развитие грибов-энтомофагов из различных систематических групп, вызывающих эпизоотии насекомых, и иногда оказывающих заметное влияние на энтомофауну заповедника.

Своеобразие видового состава удобнее всего рассмотреть по систематическим группам. А. А. Ячевский (1933 : 825) приводит такую характеристику Восточно-Азиатской флористической области: «В количественном отношении главную основу микологической флоры составляют пероноспоровые, ржавчинные, головневые». Необходимо отметить, что по сравнению с другими, эти 3 порядка в видовом отношении составляют незначительный процент микофлоры заповедника, и если некоторые виды пероноспоровых и ржавчинных иногда образуют аспекты, то головневые встречаются довольно редко. Наименее бедно представлен в заповеднике класс архимицетов — всего 6 видов, принадлежащих к родам *Synchytrium* и *Woroninella*. Наиболее распространена *Woroninella aecidioides* Sydow. паразитирующая на *Falcata japonica* Oliver. Довольно часто встречается также *Synchytrium aureum* Schröt. на *Saxifraga manshuriensis* (Engl.) Kom., произрастающей в переувлажненных местах.

Фикомицеты представлены 26 видами, в основном принадлежащими к пероноспоровым (16 видов) и мукоровым. Пероноспоровые появляются с установлением более высоких положительных температур (10—18°) при достаточно высокой влажности (50—70%) воздуха и почвы. В соответствующих условиях пероноспоровые появляются в массе, особенно в долинном лесу, и образуют аспекты. Чаще всего аспекты дают: *Plasmopara nivea* Schröt. на всходах зонтичных; *P. pygmea* Schröt. на *Aconitum*, *Adonis amurensis* Rgl. et Radde, *Anemone*, *Aquilegia*; *Peronospora corydalis* DB. и *P. corydalis intermediae* Gäumann на видах *Corydalis*; *P. hylomeconis* S. Ito et Y. Tokunagu на *Hylomecon japonicum* Prantl.; *P. ranunculi* Gäumann на видах *Ranunculus*.

Из мукоровых наиболее распространены виды *Spinellus* и *Sporodinia grandis* Link. Энтомофторовые представлены лишь двумя видами — *Empusa grylli* Fr. и *E. muscae* Cohn. Для своего развития они требуют повышенных температур (24—26°) и поэтому обычно появляются в конце июля или начале августа, а максимум их наблюдается в августе. В отдельные годы (1956, 1959) *Empusa grylli* вызывала эпизоотии серых кузнечиков (Decticus verrucivorus L.).

---

[1] Результаты этой работы публикуются отдельно.

Сумчатые грибы наиболее широко распространены в заповеднике и представляют значительный интерес как одна из мало изученных групп во всем Приморье (Naumoff, 1914; Зилинг, 1936).

Порядок экзоасковых насчитывает 8 видов, относящихся к 2 родам — *Exoascus* и *Taphrina*. Большой вред приносят *Exoascus pruni* Fuckel., вызывающий «кармашки» плодов *Padus maackii* Rupr., и *Taphrina aurea* Fr., поражающая листья *Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom., *Populus koreana* Rehder и *P. maximoviczii* Rehder. На различных видах папоротников в долинном лесу встречается *Taphrina filicina* Rostr., которая вызывает курчавость вай.

Из порядка периспориальных самыми интересными являются мучнисто-росяные грибы. В заповеднике обилие их наблюдается в долинном лесу, где влажность обычно не бывает ниже 60%, а в месяцы массового их развития достигает 90—100%. Самыми распространенными являются формы видов *Erysiphe* и *Sphaerotheca*, которые поражают большое число растений, иногда образуя аспекты. Представители родов *Microsphaera*, *Phyllactinia* и *Uncinula* редко обильно развиваются в долинному лесу, в условиях переувлажнения. Сильное поражение ими растений отмечается на высоте 400—500 м над ур. м. и в других типах леса в более ксерофитных условиях. Такие виды, как *Uncinula actinidiae* Miyabe и *Microsphaera menispermi* Howe, чаще всего встречаются на соответствующих хозяевах, произрастающих возле каменистых россыпей.

Сферильные аскомицеты — самый богатый видами порядок, включающий 214 видов из 16 семейств и 71 рода. Очень распространены виды из родов *Cucurbitaria*, *Diaporthe*, *Diatrypella*, *Eu-Valsa*, *Gnomonia*, *Hypoxylon*, *Leptosphaeria*, *Mycosphaerella*, *Xylaria*. Наибольший интерес представляет *Gnomoniella oharana* Nisik. et Mats., пока известная только с Приморья. Преобладающее большинство их встречено в сумчатой стадии. Только 39 видов, особенно из родов *Diaporthe* и *Mycosphaerella*, наблюдались лишь в конидиальной стадии. Для 41 вида обнаружены сумчатые и конидиальные спороношения. Виды *Gnomonia*, *Gnomoniella*, *Mycosphaerella* образуют сумчатые спороношения в конце вегетационного периода, без перезимовки, а у большинства представителей сферильных грибов они обнаруживались лишь весной следующего года. Такое обилие сферильных грибов в сумчатой стадии можно объяснить суровыми климатическими условиями зимы в заповеднике.

Гипокреальные грибы чрезвычайно распространены в заповеднике, хотя представлены сравнительно небольшим количеством видов. Их насчитывается 43 вида, которые принадлежат к 10 родам. Очень вредоносны *Polystigma ochraceum* Sacc. на листьях *Padus maackii* и *Polystigmella ussuriensis* A. Jacz. et Nataljina на *Prunus triflora* Roxb. var. *koreana* Kom. Большой вред приносит гриб *Nectria galligena* Bres., который в других районах страны пока не отмечен. Нами он обнаружен на *Phellodendron amurensis* Rupr., *Betula costata* Trautv., *Fraxinus manshurica* Rupr., *F. rhynchophylla* Hance, *Quercus mongolica* Fisch.

Одним из самых обычных грибов является *Nectria cinnabarina* Fr. Она отмечена на 29 породах различных деревьев и кустарников. На аралиевых встречается *N. coryli* Fuck. Два вида — *N. episphaeria* (Tode) Fr., и *N. nummulariae* — паразитируют на различных сферильных грибах.

Исключительно большой интерес представляют виды *Cordyceps*, поражающие насекомых. У нас в стране они почти не изучены, и до настоящего времени было известно лишь 4 вида их. В заповеднике нами обнаружено 28 видов, из которых только 2 указывались раньше для СССР, 22 зарегистрированы впервые, а 4 оказались новыми для науки. Новыми для флоры СССР оказались следующие виды: *Cordyceps arachnophila* Thaxter, *C. atrobrunnea* Penz. et Sacc., *C. corallomyces* Möller, *C. crinalis* Ell., *C. deflectens* Penz. et Sacc., *C. dipterigena* Berk. et Broome, *C. doassansii* Pat., *C. flavo-brunnescens* P. Henn., *C. formicarum* Y. Kobayasi, *C. gryllotalpae* Ell. et Seaver, *C. lacroixii* Hariot et Pat., *C. larvarum* (Westwood) Oliff., *C. martialis* Speg., *C. nikkoensis* Y. Kobayasi, *C. nutans* Pat., *C. owariensis* Y. Kobayasi, *C. polyarthra* Möller, *C. pruinosa* Petch, *C. sinclairii* Y. Kobayasi, *C. sinensis* (Berk.) Sacc., *C. tacaomontana* Yakusiyi et Kumazawa, *C. tricentri* Yasuda.

Обнаруженные виды паразитируют преимущественно на представителях из класса Insecta (порядки Lepidoptera, Homoptera, Hemiptera, Diptera, Orthoptera, Hymenoptera), и только 1 найден на пауке из класса Arachnoidea. Наиболее распространены *C. militaris*, *C. nutans*, *C. tuberculata*.

Порядок *Dothideales* представлен 9 видами, из которых очень распространены *Dothidea collecta* (Schw.) Ell. et Ev., *Dothidella betulina* Sacc. и *D. ulmi* (Duv.) Winter.

Группа дискомицетов достаточно обширна; отмечены представители почти всех порядков. Наиболее многочисленны виды из порядков *Pezizales*, *Helvellales*, *Phacidiales*, *Hysteriales*. Из порядка *Phacidiales* наиболее распространены виды *Rhytisma* на кленах и чозении.

Класс базидиальных грибов (не считая агариковых) насчитывает 318 видов. Наиболее многочисленны порядки *Uredinales* и *Aphyllophorales*. Порядок *Dacryomycetales* представлен видами *Calocera*, *Dacryomyces*, *Guepinia*. Из порядка *Tremelleles* обычны виды *Exidia*, *Tremella*, *Sebacina incrustans* Tul. Редко встречается интересный дальневосточный эндем *Heterochaete sinensis* Teng. Порядок *Auriculariales* обильно представлен видами *Hirneola*, из которых наиболее интересны *H. cochleata* Fr., *H. möllerii* Lloyd.

и *H. polytricha* (Mont.) Sacc. В Корее и Китае эти грибы широко употребляются в пищу (Янь Синь-Мэй, 1954).

Головневые грибы в заповеднике очень редки — обнаружено всего 6 видов. Сравнительно часто встречается лишь *Sphacelotheca hydropiperidis* (Schumach.) D. B. Интересными являются *Cintractia subinclusa* (Koern.) Magn., *Tuburcinia anemones* (Pers.) Liro, *T. hepaticae-trilobae* (DC.) Liro, *T. primulae* (Rostr.) Liro.

Ржавчинных грибов нами обнаружено 119 видов, что составляет 51% от числа ржавчинников, известных в Приморье (Азбукина, 1958). Наиболее полно представлено сем. *Pucciniaceae* — 65 видов, а сем. *Melampsoraceae* включает лишь 34 вида. Самые многочисленные роды *Puccinia, Uromyces, Melampsora.* Обнаружены довольно редко встречающиеся виды — *Nothoroavenelia japonica* Diet., *Uromyces arisaemae* Cooke, *U. gageae* Beck., *Puccinia asarina* Kze., *P. brachybotrydis* Kom., *P. waldsteiniae* Curt., *Baeodromus urticae* Tranz.

Порядок *Gasteromycetales* насчитывает 46 видов. Наиболее многочисленны роды *Lycoperdon, Geastrum, Scleroderma.* Интересными и редкими являются *Gauteria morchelleformis* Vitt., *Calostoma ravenelii* (Berk.) Mass., *Anthurus javanicus* (Penzig) P. Cunningham, *Dictyophora duplicata* (Bosc.) Fisch., *Mutinus caninus* (Pers.) Fr., *Phallus rubicundus* (Bosc.) Fisch.

Порядок *Aphyllophorales* содержит 116 видов, распределяющихся между 4 семействами следующим образом: *Clavariaceae* 33 вида, *Hydnaceae* 21, *Thelephoraceae* 16, *Polyporaceae* 46 видов. В сем. *Clavariaceae* наиболее широко распространены виды *Clavaria*, реже встречаются *Lachnocladium, Typhula, Sparassis.* Обычны *C. abietina* Pers. *C. amethystinoides* (Balt.) Pers., *C. cinerea* Schröt., *C. crocea* Fr., *C. formosa* Fr., *C. pistillaris* Fr., *C. vermicularis.* Из сем. *Hydnaceae* наиболее распространены *Hiericium erinaceum* (Bull.) Pers., *Hydnus repandus* L., *Irpex lacteus* Fr. Обычные представители сем. *Thelephoraceae* — *Aleurodiscus albo-roseus* Bres., *Hymenochaete mougeotii* Cooke, *H. tabacina* Lév., *H. tenuissima* Berk., виды *Corticium* (6), *Stereum* (3). Сем. *Polyporaceae* в нашем списке [1] представлено 29 родами, среди которых наиболее многочисленны роды *Coriolus, Fomes, Fomitopsis, Phellinus.* Самые распространенные виды — *Fomes fomentarius* Gill., *Fomitopsis rosea* Karst., *F. scutellata* Bond. et Sing., *Funalia trogii* Bond. et Sing., *Ganoderma applanatum* Pat., *Hirschioporus abietinus* Donk., *H. pergamenus* Bond. et Sing., *Lenzites betulina* Fr., *Phellinus baumii* Pil. Интересные, но редко встречающиеся грибы — дальневосточный эндем *Cryptoporus volvatus* (Peck.) Schaer. и американо-дальневосточный вид *Pycnoporus sanguineus* (L.) Murr.

Группа несовершенных грибов представлена в заповеднике довольно полно — 315 видами, в основном относящимися к порядку *Pycnidiales* (211 видов). Среди пикнидиальных грибов наиболее богаты видами роды *Septoria* (45), *Phyllosticta* (43), *Phoma* (33), *Diplodia* (10). Из псевдопикнидиальных грибов обычны *Leptostroma herbarum* Link, *Leptothyrium vulgare* Sacc., *Discosia atrocreas* Fr. Самые распространенные из меланкониевых — *Colletotrichum griseum* Heald. et Wolf., *Gloeosporium betulinum* West., *Marssonina manshurica* Naum. Единичны находки *Colletotrichella periclymeni* (Desm.) Höhn., *Gloeosporium osmundae* Ell. et Ev., *Cylindrosporium ulmi-propinquae* Ziling, *Pestalotia brevipes* Cooke. Из гифальных грибов наибольший интерес представляют паразиты насекомых: *Sporotrichum lanatum* Peck., вызывающий гибель личинок ольхового листоеда (Agelastica coerulea L.), *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. на различных насекомых, *B. globulifera* (Speg.) Pic.— возбудитель эпизоотий саранчуков, *B. densa* (Link) Vuill. — возбудитель эпизоотий картофельной коровки (Epilachna vigintioctomaculata Motsch.), *Hormodendrum nigro-album* Cost. et Roll. — паразит тлей. Особого внимания заслуживает *B. densa.* В естественных условиях гриб появляется в конце июля. Массовое его развитие происходит за 3—4 дня, которых бывает достаточно, чтобы погубить 90—95% вредителя. Оптимум развития *B. densa* 19—22° при влажности 78—99%. Даже при позднем естественном появлении и без направленного вмешательства гриб приносит значительную пользу и может применяться для биологического метода борьбы.

Другие роды гифальных грибов значительно распространены на различных растениях, произрастающих в долинном лесу. Особенно обильно они развиваются в переувлажненных местах. Встречены довольно редкие грибы — *Ramularia botrychii* Lindr. и *R. lappulae* Davis, *Cercospora atro-maculans* Ell. et Ev., *C. ubi* Rac. Самыми распространенными можно считать *Cercospora cladrastidis* Jacz. и *C. gotoana* Togashi.

Микофлора заповедника представляет значительный интерес и требует дальнейшего тщательного изучения.

Литература

Азбукина З. М. (1958). К флоре ржавчинных грибов Приморского края. Тез. докл. на сессии ДВФАН СССР по итогам научн. исслед. за 1957 г. — Васильева Л. Н. (1959а). К флоре *Boletaceae* юга Дальнего Востока. Бот. матер. отд. споров. раст., XII. — Васильева Л. Н. (1959б). Почвенные высшие базидиальные грибы, связанные с пихтой цельнолистной в Приморском крае. Сообщ. ДВФАНСО АН СССР, 11. — Васильева Л. Н. (1959в). Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ. Полевая геобот., I. — Васильева

[1] Около 400 образцов передано для обработки Л. В. Любарскому.

ева Л. Н. (1960а). Макромицеты лесов Приморского края. Комаровские чтения, VIII. — Васильева Л. Н. (1960б). К флоре дискомицетов Приморского края. Сообщ. ДВФАНСО АН СССР, 12. — Васильева Л. Н. и П. Е. Сосин. (1959). К флоре гастеромицетов Приморского края. Сообщ. ДВФАНСО АН СССР, 11. — Зилинг М. К. (1936). Грибы Дальневосточного края. Тр. БИН АН СССР, сер. II, споров, раст., 3. — Коваль Э. З. (1960). Виды *Rhytisma* на кленах в Приморье и их специализация. Сообщ. ДВФАНСО АН СССР, 12. — Коваль Э. З. (1961а). Виды *Cordyceps* с юга Приморья. Матер. II научн. конф. молод. специалистов, 1. — Коваль Э. З. (1961б). Новые для флоры СССР виды *Cordyceps* с Приморского края. Укр. бот. журн., XVIII, 1. — Коваль Э. З. (1961в). Новые виды *Cordyceps* с юга Приморья. Бот. матер. споров. раст. БИН, XIV. — Коваль Э. З. (1961г). Новые для флоры СССР виды и формы грибов. Укр. бот. журн., XVIII, 3. — Коваль Э. З. (1961д). Новые виды грибов из Приморского края. Укр. бот. журн., XVIII, 2. — Колесников Б. П. (1955). Очерк растительности Дальнего Востока. — Любарский Л. Б. (1959). Эколого-географическая характеристика дереворазрушающих грибов Советского Дальнего Востока. Биолог. ресурсы ДВ. — Николаева Т. Л. и Л. Н. Васильева. (1959). К флоре ежовиковых грибов (сем. *Hydnaceae*) Приморского края. Сообщ. ДВФАНСО АН СССР, 11. — Янь Синь-мэй. (1954). *Tremella fusiformis* Berk. в Китае. Шэн-усюэ Тунбао, 12 (на китайск. яз.). — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Naumoff N. (1914). Matériaux pour la flore mycologique de la Russie. Fungi ussuriensis. I. Bull. soc. mycol. de France, XXX.

Дальневосточный филиал
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Лаборатория споровых растений,
г. Владивосток.

(Получено 3 I 1963).

576.314 : 001.2 : 621.3.032.26

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Ю. Л. Меницкий

ЗНАЧЕНИЕ ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ОБОЛОЧЕК ПЫЛЬЦЫ, СПОР И ДРУГИХ КЛЕТОК ДЛЯ МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ

Границы разрешающей способности светового микроскопа (0.3 μ) в настоящее время не удовлетворяют морфологов, изучающих тонкие структуры. Это заставляет их прибегать к приборам, в которых используются более коротковолновые виды излучений. Использование ультрафиолетовых лучей с длиной волны 200—250 mμ позволяет удвоить разрешающую способность светового микроскопа, а электронный микроскоп обладает разрешающей способностью до 9—10 Å. Сложность конструкции электронного микроскопа, трудность приготовления ультратонких срезов (до 0.02 μ), необходимость экспериментального подбора электронных красителей, повреждение объекта электронным лучом при его просмотре ограничивают применение этого микроскопа для целей морфологии. Однако получаемые с его помощью результаты оказываются очень интересными и важными для морфологии и систематики, что мы постараемся показать обзором работ по изучению строения спородермы высших растений, а также оболочек и спор водорослей и грибов.

Электронный микроскоп позволил обнаружить неизвестные ранее тонкие структуры во всех слоях, составляющих спородерму; некоторые из них имеют большое сравнительно-морфологическое и систематическое значение.

Далее в статье стратификация спородермы приводится по Л. А. Куприяновой (1956). Интина делится на внутреннюю — еуинтину и наружную — эксинтину. Экзина состоит из нэкзины (endnexina — Erdtman, 1952; endexina — Faegri, 1956), мэкзины (ektnexina — Erdtman, 1952; mesexina — Tomšovic, 1960) и сэкзины (ektsexina+endsexina — Erdtman, 1952; ektexina — Faegri, 1956). Синэкзина — ацетолизустойчивый и неокрашивающийся фуксином наружный слой спородермы — впервые описан Куприяновой (1956) у *Luzula* (*Juncaceae*) и *Carex* (*Cyperaceae*); наличие его пока не подтверждено у других растений. Пыльцевые зерна осоковых представляют собой результат редукции материнской тетрады, в которой развивается только одна пыльцевая клетка (Wulf, 1939). Поэтому покрывающая их наружная оболочка — это не собственная оболочка пыльцевого зерна, а оболочка материнской тетрады и заслуживает выделения в самостоятельный слой. В связи с этим было бы очень интересно провести электронно-микроскопическое исследование срезов спородермы у представителей сем. *Cyperaceae* и *Juncaceae*, а также у других семейств для изучения генезиса этого слоя и обнаружения его в других группах растений. Подробная сводка сравнительной стратификации спородермы дана Томповицем (Tomšovic, 1960).

Ларсен и Льюис (Larsen a. Lewis, 1961) описали в спородерме *Parkinsonia aculeata* L. (*Leguminosae*) плазматические канальцы, пронизывающие интину и чернящиеся электронными красителями, а также глобулы в области подапертурных утолщений (onci). По Раули (Rowley, 1959), у представителей сем. *Commelinaceae* интина дифференцируется на 6-й день после 2-й телофазы мейоза материнской клетки пыльцы. На более поздних стадиях развития в ней видны сетчатый рисунок в плоскости, параллельной экзине, а также электронноплотные частицы неопределенной ориентации. В описании спородермы *Saintpaulia ionantha* Wendl. (*Gesneriaceae*) Эрлих (Ehrlich, 1958) также упоминает о сетчатом строении интины во время созревания пыльцевых зерен.

Обнаружение новых слоев экзины, их точная гомологизация путем изучения тонкой структуры стали возможны только в результате применения электронного микроскопа. Фернандэ-Моран и Даль (Fernandez-Moran a. Dahl, 1952) у *Tradescantia* и Мюлеталер (Muhlethaler, 1953) у *Narcissus*, *Hyacinthus*, *Convallaria* и других растений впервые наблюдали под электронным микроскопом разделение спородермы на эктэкзину и эндэкзину (терминология Фэгри). Эти работы показали возможность применения электронного микроскопа для изучения морфологии пыльцы, но использованные при этом срезы оказались слишком толстыми для исследования деталей ее строения. В дальнейших работах Афзелиус, Раули и Эрлиха этот недостаток был устранен, и им удалось открыть ряд новых и интересных деталей строения экзины. Афзелиус (Afzelius, 1956б) обнаружила в межстолбиковых пространствах экзины *Clivia miniata* Regel, а также на поверхности сэкзины неустойчивый к ацетолизу новый слой спородермы (слой Афзелиус; см. Куприянова, 1956). Подобный слой виден на микрографии Эрлиха (Ehrlich,

1958) у *Saintpaulia ionantha* Wendl. и ошибочно обозначен автором как перина. Однако перина является ацетолизустойчивым слоем экзины спор и, как предполагает Уэно (Ueno, 1960a, 1960б), — пыльцы некоторых голосеменных. Она отсутствует у покрытосеменных растений. Ларсен и Льюис (Larsen a. Lewis, 1961) обнаружили аналогичный слой у *Parkinsonia aculeata* L. Они связывают выделение этого слоя (tryphine) с приспособлением пыльцы к переносу насекомыми. В описании Мюлеталера и Раули также имеются упоминания об аналогичном слое.

Сравнительное электронно-микроскопическое изучение строения экзины различных групп высших растений обнаружило 3 структурные формы спорополленина (вещества, образующего спородерму): ламинатную (lamellar, laminated — Afzelius), волокнистую (stranded — Rowley) и гомогенную (homogenous — Afzelius), не позволяющую различить в ней каких-либо определенных структур. Гомогенная форма встречается в пыльце всех групп растений, изучавшихся в этом отношении, главным образом в сэкзине и мэкзине. Ламинатная форма описана впервые у спор *Lycopodium clavatum* L. (Afzelius и др., 1954), а также у спор большого количества видов и родов голосеменных. Эти данные содержатся в работе Афзелиус (Afzelius, 1956a, 1956б), описавшей структуру спородермы *Cedrus*, *Pinus*, *Taxus*, *Cephalotaxus*, а также в капитальной монографии Уэно (Ueno, 1960a, 1960б), изучившего свыше 100 видов голосеменных из сем. *Taxaceae*, *Pinaceae*, *Podocarpaceae* (порядок *Coniferae*), роды *Zamia*, *Microcycas* и *Gingko* (порядок *Cycadales*); *Ephedra*, *Welwitschia* и *Gnetum* (порядок *Gnetales*). Ламинатный слой образован рядами концентрически наслаивающихся друг на друга сплошных пластинок (lamina, lamella), каждая из которых, однако, может не покрывать всей поверхности, а занимать только часть ее. Наблюдаемая изменчивость толщины пластинок объясняется тем, что по структуре они не однородны, а состоят из некоторого числа элементарных пластинок, имеющих постоянную толщину у всех видов растений — 50—60 Å. Ламинатный слой голосеменных, по-видимому соответствующий нэкзине, расположен между наружными слоями экзины и интиной и менее компактен, чем они; последние у голосеменных представлены гомогенной формой спорополленина. Афзелиус считает, что ламинатный слой спородермы у *Lycopodium*, где он доминирует в экзине, и у голосеменных — одинакового происхождения, причем наблюдаемое у последних относительное уменьшение толщины этого слоя является прогрессивным признаком.

У покрытосеменных ламинатная форма спорополленина отсутствует, и ее замещает волокнистая форма. Волокнистый слой, составленный из элементарных единиц диаметром 50 Å, принципиально отличается от ламинатного тем, что его волокна ориентированы в различных направлениях и не образуют сплошных параллельных пластинок, как у *Lycopodium* и голосеменных. У злаков (*Poa annua* L.) этот слой располагается в области пор на границе экзины и интины и составлен элементарными волокнами, образующим решетчатую или сетевидную структуру (Rowley, 1960). По своему расположению относительно других слоев спородермы он, по-видимому, гомологичен нэкзине; но у двудольных установление его гомологии более сложно и требует подробного изучения представителей выбранной группы с обязательным сопоставлением данных, полученных с помощью светового и электронного микроскопов. Изучение развития спородермы *Poa annua* показало, что вся экзина вначале составлена из пучков спорополленина 80—150 Å в диаметре; каждый из них состоит из элементарных единиц диаметром 50 Å, причем электронноплотные пучки периодически разделены окнами низкой плотности. В ходе дальнейшего развития экзина становится гомогенной за исключением тонкой пленки на границе с интиной. Эта пленка представляет собой характерный волокнистый слой окончательно сформированной экзины.

Афзелиус (Afzelius, 1956б) обнаружила волокнистый материал в нексине *Clivia miniata* Regel (она назвала его ламеллятным) и отдельные участки аналогичного материала между основаниями столбиков сэкзины и ацетолизнеустойчивым слоем. Нахождение волокнистого слоя в сэкзине — явление пока исключительное и требует дальнейших сравнительных исследований пыльцы представителей сем. амариллисовых с помощью светового и электронного микроскопа.

Насколько можно судить по имеющимся данным (Ehrlich, 1958; Rowley, 1959; Larsen a. Lewis, 1961; Larsen a. Skvarla, 1961), волокнистая форма спорополленина у двудольных встречается только в районе борозд (colpae) и апертурных мембран, причем не у всех семейств. Раули (Rowley, 1959) при тщательной обработке материала не смог обнаружить волокнистого слоя у представителей сем. *Commelinaceae*. Эрлих (Ehrlich, 1958) описал в спородерме *Saintpaulia ionantha* Wendl. тонкий, заметно расширяющийся в районе борозд электронно-плотный слой (mesine — по его терминологии) между экзиной и интиной, обнаруживающий в процессе развития волокнистую (гранулярно-ламеллярную, по Эрлиху) структуру. Однако доказательство наличия волокнистого слоя у двудольных стало возможным лишь с применением методов электронной окраски солями металлов $KMnO_4$ и $Ba(OH)_2$, а также JKJ (работа Ларсена и Льюиса на *Parkinsonia aculeata* L.). При окраске спородермы *Parkinsonia* иодом и $Ba(OH)_2$ электронная плотность слоя, обозначенного авторами как эндэкзина (терминология Фэгри), резко возрастает и частично проявляются волокнистые структуры в апертурной области. При окрашивании $KMnO_4$, вызывающим набухание препарата и способствующим выявлению мембран (Bradbury a. Meek, 1960), происходит расслоение эндэкзины, причем в апертурной области становятся отчетливо видны дифференцированные волокнистые структуры. Волокна 300—700 Å в диаметре первично ориентированы перпендикулярно длинной оси

апертуры и составлены из парных фибрилл диаметром 50 Å. Авторы, возможно, ошибаются, описывая там 3 слоя эндэкзины — ламинатный, глобулярный и аморфный, так как сравнительной микрографии ацетилированной спородермы они не приводят. Утолщение эксинтины под апертурой (oncus) могло быть принято за глобулярный и аморфный слои эндэкзины. При исследовании с помощью светового микроскопа было обнаружено, что эктэкзина сильно, а эндэкзина слабо окрашиваются основным фуксином. Поэтому слой, названный авторами эндэкзиной и содержащий волокнистые структуры, по-видимому, гомологичен нэкзине. Ларсен и Скварла (Larsen a. Skvarla, 1961), проводившие электронно-микроскопическое изучение спородермы *Polygala alba* Nutt. и *P. incarnata* L. при окраске $KMnO_4$, также обнаружили волокнистые структуры в нижнем слое экзины. Авторами установлено, что именно апертурная мембрана, являющаяся частью эндэкзины (терминология Фэгри) имеет волокнистую структуру. Эндэкзина очень толста, интенсивно окрашивается фуксином и, по-видимому, соответствует в данном случае мэкзине. Кроме того, под ней обнаружен тонкий электронноплотный слой, не окрашивающийся фуксином, по-видимому, гомологичный нэкзине.

Таким образом, электронно-микроскопические исследования некоторых представителей двудольных обнаружили в их спородерме волокнистую форму спорополленина, причем в одном и том же слое — нэкзине (хотя у *Polygala* это, по-видимому, мэкзина). Изучение ламинатного и волокнистого слоев особенно интересно для палинологов, так как, зная их строение и расположение, можно установить четкие границы между крупными систематическими группами растений (папоротникообразные—голосеменные—однодольные—двудольные). Такое изучение, возможно, позволит уточнить филогенетические отношения внутри каждой из этих групп. Тонкая структура экзины хорошо сохраняется в ископаемом состоянии. Поэтому изучение этих слоев спородермы представляет несомненный интерес для палеоботаников, так как поможет им устанавливать принадлежность пыльцы, часто морфологически слабо дифференцированной к определенным систематическим группам растений.

Тонкая структура сэкзины почти у всех изученных растений представлена гомогенной формой спорополленина. Архитектоника этого слоя у двудольных разнообразна, однако у пыльцы всех видов имеются основные его элементы: подстилающий слой (foot layer), один или несколько столбиковых слоев (columellarlayer) и покров (tegillum). Уэно (Ueno, 1960a, 1960б) считает, что у пыльцы некоторых голосеменных, например из сем. *Taxodiaceae*, присутствует перина.

Заканчивая обзор работ, посвященных электронно-микроскопическому изучению тонкого строения спородермы высших растений, мы приходим к убеждению о необходимости развития этого направления для прогресса палинологии. Однако фактический материал еще очень мал и явно недостаточен даже для установления пути эволюции структуры спородермы. Неизвестно тонкое строение оболочек спор папоротников, пыльцы ископаемых голосеменных и многих порядков современных покрытосеменных растений. В дальнейшем, сравнение результатов, получаемых при электронно-микроскопическом исследовании срезов с данными параллельного изучения с помощью светового микроскопа положит начало точной и единой стратификации слоев спородермы. Эти исследования необходимо проводить не на пыльце случайно взятых растений, что делается в настоящее время, а на пыльце специально подобранных представителей всех важных в филогенетическом отношении систематических групп; тогда их результаты будут иметь большое сравнительноморфологическое и диагностическое значение для различных систематических категорий.

Но значение применения электронного микроскопа для палинологии не исчерпывается изучением тонких срезов. В настоящее время разработаны методы угольных отпечатков, позволяющие рассматривать тонкую структуру поверхности экзины. Эти методы более быстры, чем метод срезов, не требуют фиксации и электронной окраски.

Принцип этих методов заключается в следующем: уголь, испаряющийся с угольных электродов в вакууме, осаждается на поверхности приклеенных глицерином к предметному стеклу пыльцевых зерен. Полученная таким способом угольная пленка (отпечаток) снимается водой с поверхности стекла и помещается в раствор хромовой кислоты для растворения заключенных в нее пыльцевых зерен.

Ряд авторов (Rowley, 1959; Bradley, 1960) опубликовал прекрасные микрографии отпечатков поверхности пыльцевых зерен и показал важность изучения субмикроскопических структур поверхности для видовой систематики. Брэдли, например, описывает поверхность спородермы у двух видов *Ranunculus*, отличающихся субмикроскопическими порами: у *R. repens* L. поры (punctae) группируются вокруг шипов экзины, а у *R. aquaticus* Neck. они отсутствуют. Экзина *Solanum nigrum* L. правильно бугорчатая (papillated), а у *S. dulcamara* L. неправильно бугорчатая. Апертурная мембрана сходна у обеих форм. Но иногда важные различия имеет субмикроскопическая структура именно апертурной зоны, например у рода *Gallium*. Таким образом, электронно-микроскопическое изучение поверхности спородермы может обнаружить мелкие, но характерные для вида детали.

Не менее плодотворным является применение электронного микроскопа для изучения оболочек других групп растений. Систематика *Chrysomonadina* и *Coccolithophorida* учитывает признаки, видимые при электронно-микроскопическом изучении оболочки (панцыря), а точное определение *Coccolithophorida* даже невозможно без примене-

ния электронного микроскопа. Систематическое положение многих диатомовых водорослей уточняется с помощью изучения нежных деталей строения створки.

В этом отношении показательны исследования Венкатарамана и Мэта (Venkataraman a. Metha, 1960) на *Tabellaria*, *Eunotia*, *Frustilia*, Окуно (Okuno, 1959) на *Coscinodiscus;* Герлоффа (Gerloff, 1959) на *Asterionella*, *Ceratoneis*, *Achnanthes* и др.

В других группах водорослей, а также грибов, электронно-микроскопические исследования обнаруживают ряд интересных морфологических особенностей оболочек. Например, у десмидиевых водорослей (*Micrasterias*, *Euastrum*, *Cosmarium*, *Hyalotheca*) найдена двуслойная фибриллярно-сетчатая структура в оболочках, варьирующая по устройству у изучавшихся родов (Horst a. Metzner, 1961). Клинтон (Clinton и др., 1960) обнаружил микрофибриллы диаметром 100—250 Å и сетчатое строение стенки клеток с поровыми полями у бурых и красных водорослей (*Dictiota*, *Helmintbocladia*). Хагедорн (Hagedorn, 1960) показал наличие трехслойной оболочки у *Oscillatoria* (*Cyanophyta*). Шаткин (Shatkin a. Tatum, 1959), окрашивая гифы *Neurospora* уранил-ацетатом, обнаружил в хитиновой стенке тонкие фибриллы, заключенные в гомогенный матрикс. Оболочка споры гриба рода *Uromyces* состоит из сплошной стенки с гомогенными выступающими зубцами (Royall a. McAlear, 1961). Аронсон и Престон (Aronson a. Preston, 1960), изучая мицелий *Allomyces*, установили, что хитиновые микрофибриллы, образующие стенку, ориентированы вдоль ризоида; а в старых ризоидах обнаружены также поперечные фибриллы. Таким образом, и здесь мы вправе ожидать в дальнейшем обнаружение новых структур, представляющих как систематико-морфологический, так и общебиологический интерес.

Световой микроскоп был и останется наиболее употребительным прибором в исследовании тонких структур благодаря чрезвычайной простоте приготовления препаратов и обращению с ними. Но с усовершенствованием конструкции и упрощением методов подготовки материала для исследований электронный микроскоп станет также необходим для любых морфолого-систематических исследований, как и его световой предшественник.

Литература

Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных растений (Материалы к филогении класса). Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. I, 7. — Куприянова Л. А. (1956). К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен. Бот. журн., 8. — Afzelius B. M. (1956a). Electron microscope investigations into exine stratification. Grana Palynolog., 1 (2) : 22—37. — Afzelius B. M. (1956b). On the fine structure of the pollen wall in *Clivia miniata*. Grana Palynolog., 1 (2) : 4—5. — Afzelius B. M., G. Erdtman a. F. S. Sjostrand. (1954). On the fine structure of the outer part of the spore wall of *Lycopodium clavatum*, as revealed by the electron microscope. Grana Palynolog., 1 : 3—7. — Aronson J. M. a. R. D. Preston. (1960). The microfibrillar structure of the cell walls of the filamentous fungus, *Allomyces*. J. Bioph. a. Biochem. Cytolog., I : 247—256. — Bradbury S. a. G. Meek. (1960). A study of permanganate «fixation» for electron microscopy. Quart. J. Micr. Sci., 101 : 241. — Bradley D. E. (1960). The electron microscopy of pollen and spore suffaces. Grana Palynolog., 2 (2) : 2. — Clinton D., S. F. Murray a. E. Bowler. (1960). Light and electron microscope study of cell walls of brown and red algae. Science, 132, 3440 : 1663—1664. — Ehrlich H. G. (1958). Electron microscope studies of *Saintpaulia ionantha* pollen walls. Exp. Cell. Res., 15 : 463—474. — Erdtman H. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. I. Angiosperms. — Faegri K. (1956). Recent trends in palynology. Bot. Rev., 22 : 639—664. — Fernandez-Moran H. a. A. Dahl. (1952). Electron microscopy of ultrathin frozen sections of pollen grains. Science, 116 : 465—467. — Gerloff J. (1959). Elektronmikroskopische Untersuchungen an Diatomeenschalen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 72 (2) : 75—83. — Hagedorn H. (1960). Elektronmikroskopische Untersuchungen an Blaualgen. Naturwissensch., 47 (18) : 430. — Horst D. a. K. I. Metzner. (1961). Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. Planta, 52 (2) : 213—228. — Hyde H. A. (1955). Oncus, a new term in pollen morphology. New Phytolog., 54 (2). — Larsen D. L. a. W. Lewis. (1961). The fine structure of *Parkinsonia aculeata* pollen. Amer. J. Bot., 48 (10) : 934—943. — Larsen D. L. a. J. Skvarla. (1961). The morphology and fine structure of pollen of *Polygala alba* Nutt. and *Polygala incarnata* L. Pollen and Spores, 3(1) : 21—32. — Muhlethaler K. (1953). Untersuchungen über die Struktur der Pollenmembran. Mikroskopie, 8 (5) : 103—110. — Okuno H. (1959). Electron-microscopical study on the fine structures of diatom frustules. Bot. Mag. Tokyo, 72(849) : 61—67. — Rowley J. R. (1959). The fine structure of the pollen wall in the Commelinaceae. Grana Palynolog., 2 (1) : 3—31. — Rowley J. R. (1960). Electron micrograph of the wall of a grain of a grass pollen (*Poa annua* L.). Science, 132 (3431) : 861. — Royall M. T. a. McAlear. (1961). Fine structure of mycota. Phytopathol. Z., 3 : 297—304. — Shatkin A. J. a. E. L. Tatum. (1959). Electron microscopy of *Neurospora crassa* mycelia. J. Bioph. a. Biochem. Cytol., 6 (3) : 423—426. — Tomšovic P. (1960). Bemerkungen zum Feinbau des Sporoderms und zu seiner Terminologie. Preslia, 32 : 163—173. — Ueno J. (1960a). On the

fine structure of the cell walls of some gymnosperm pollen. Biolog. J. of Nara Women's Univers., 10 : 19—25. — U e n o J. (1960b). Studies on pollen grains of Gymnospermae. Concluding remarks to the relationships between *Coniferae*. J. Inst. of Polytechn. Osaca City Univers., 11 : 109—136. — V e n k a t a r a m a n G. S. a. S. C. M e h t a. (1960). Fine structures of diatom valves. Phytomorphology, 10 (2) : 116—118. — W u l f f H. (1939). Die Pollenentwicklung der Juncaceen nebst einer Auswertung der embryologischen Befunde hinsichtlich einer Verwandschaft zwischen den Juncaceen und Cyperaceen. Jahrbuch. wiss. Bot., 87 (4) : 533—556.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 VI 1962).

632.51 : 581.16 : 019.941

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

И. А. Макодзеба и **А. В. Фисюнов.** Плодовитость некоторых сорных растений. Бот. журн., 1962, № 9 : 1358—1362.

Živko Slavnič. Sur la production de graines dans quelques associations de mauvaises herbes du nord de la Yougoslavie. Vegetatio, 1962, v. XI, f. 1—2 : 33—45 (**Живко Славнич.** О продуктивности семян в некоторых ассоциациях сорняков севера Югославии).

В 1962 г. почти одновременно в разных ботанических изданиях появились две статьи, посвященные семенной продуктивности сорных растений: одна статья — советских исследователей И. А. Макодзебы и А. В. Фисюнова, освещает вопросы семенной продуктивности некоторых сорняков юга Украины, сведений о которых в соответствующей литературе мало; вторая — работа югославского ботаника Ж. Славнича, содержит материалы о семенной продуктивности сорных растений в шести их ассоциациях на севере Югославии.

В каждой из этих работ применялась своя методика учета семян, продуцируемых одним растением, т. е. его семенной продуктивности.

Советские исследователи занимались семенной продуктивностью сорняков в связи с изучением их биологии для борьбы с засоренностью посевов. На делянках со специальными посевами изучаемых видов выделялись наиболее типичные экземпляры. На каждый из них после его отцветания одевались марлевые мешечки. После созревания семян, наступление которого определялось по соседним растениям того же вида, семена обмолачивались, очищались и взвешивались. По весу проб 100—500 или 1000 семян вычислялось количество их, продуцируемое одним экземпляром изучавшегося вида. В некоторых случаях подсчитывались семена в плодах или соплодиях и количество их перемножалось на среднее число плодов на растении.

На основе такой методики авторы составили таблицу семенной продуктивности 45 видов сорных растений, встречающихся в посевах озимых и яровых хлебных злаков, в пропашных культурах и на парах, в посевах однолетних и многолетних трав, на лугах и пастбищах северо-запада Днепропетровской области УССР. Надо сказать, что были исследованы и некоторые виды, не являющиеся сорняками в обычном смысле этого слова, например *Veronica spicata* L., *Thalictrum minus* L. и некоторые другие.

При сопоставлении своих материалов по семенной продуктивности 30 видов изученных сорных растений с литературными данными авторы обнаружили значительное превышение своих показателей по сравнению с показателями, приводимыми другими исследователями. Так, *Taraxacum officinale* Wigg., *Setaria viridis* (L.) P. B., по данным авторов, производят семян в 4 раза больше, чем это указывается в различных литературных источниках, а *Potentilla argentea* L. и *Eragrostis minor* Host. даже в 18 раз больше.

Такие расхождения авторы объясняют различиями в методике изучения семенной продуктивности сорняков и резкими колебаниями последней в зависимости от условий произрастания. Они приводят ссылку на работу И. Ф. Владимирова (1947 г.), где указано, что *Amaranthus blitoides* Wats. на открытом месте дает свыше 130 тысяч семян на одно растение, а в посеве пшеницы лишь 13 семян.

Из своих исследований авторы делают вывод, что семенная продуктивность сорных растений — величина непостоянная и определяется условиями произрастания: она тем выше, чем благоприятнее эти условия.

Учитывая этот вывод и примененную авторами методику, можно рассматривать полученные Макодзебой и Фисюновым величины семенной продуктивности сорных растений, как близкие к максимальным у изученных ими видов для средней и южной Украины. В других зонах и областях при произрастании в различных условиях эти величины будут иными.

Ж. Славнич (Z. Slavnič) ставил своей задачей, с одной стороны, определение среднего показателя семенной продуктивности некоторых ассоциаций сорных растений по количеству всех семян, продуцируемых в ассоциации, и их общему весу и составление спектров продуктивности семян или «генеративных» спектров для каждой ассоциации.

Исследования Славнича проводились в шести ассоциациях, выделенных и описанных по Браун-Бланке в 1944 г.

1) асс. из *Anthemis* и *Consolida orientalis* в озимой пшенице;

Генеративный спектр ассоциации из *Anthemis* и *Consolida orientalis*

Группы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Средний показатель плодовитости
число семян	4.52	10.55	11.11	10.55	11.11	7.03	21.1	—	5.54	4.52	4.02	6.03	—	—	—	—	—	52.725
вес семян																		103.961 мг

2) асс. из *Veronica triphyllos* и *V. hederifolia* во ржи и яровом ячмене, реже в пшенице;

3) асс. из *Stachys annua* и *Ajuga chamaepitys* на жнивье; замещает одну из предыдущих ассоциаций;

4) асс. из *Setaria* и *Heliotropium europaeum* в пропашных культурах на богатых гумусом средне влажных черноземах;

5) асс. из *Eragrostis maior* и *E. minor* в пропашных культурах на легких суглино-супесях.

6) асс. из *Echinochloa* и *Portulaca oleracea* в овощных культурах на умеренновлажных, краткопоемных аллювиальных почвах.

Три последние ассоциации типичны для овощных и пропашных культур.

Кроме перечня видового состава с выделением характерных видов ассоциации (Association), союза (Alliance), порядка (Ordre) и класса (Classe), характеристики ассоциаций содержат сведения о числе описаний, в которых встречался каждый вид, а также о среднем количестве семян, продуцируемых данным видом, о среднем весе одного семени и численное выражение встречаемости всех видов.

Сведения о количестве семян и весе одного семени автор получил, предварительно определив «среднее по 10 растениям нормальной величины».

Исходя из составленной таким образом характеристики ассоциации, определялось общее количество продуцируемых в ней семян. При этом использовалась формула:

$$Pg = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{i=n} S_i t_i (p_i),$$

где Pg — сумма семян, продуцируемых в ассоциации; n — число описаний, использованных для составления общего списка видов ассоциации; S — среднее число семян, производимых каждым видом; p — средний вес одного семени; t — число описаний, в которых фигурирует рассматриваемый вид; i — число видов общего списка ассоциации.

Полученную величину автор обозначает термином «средний показатель плодовитости ассоциации» (le nom de l'indice moyen de fructification). Согласно автору, это понятие сильно отличается от соответствующего понятия финских исследователей, которые подразумевают под ним количество семян, получаемых с некоторой площади растительного покрова. В советской литературе (Работнов, 1950 г.) количество семян, получаемых с единицы площади, обозначают термином «урожайность семян» и выражают ее в соответствующих единицах (кг/га или других), в то время как за количеством семян, продуцируемых одним растением, сохраняется термин «семенная продуктивность».

Кроме среднего показателя, Славнич характеризует семенную продуктивность ассоциаций спектром из групп видов со сходным числом продуцируемых семян и приблизительно одинаковым весом одного семени. Такой спектр он называет «генеративным». Величина сходства объединяемых групп («Gruppenwert» — Tüxen и Ellenberg) вычисляется для каждой ассоциации по формуле Тюксена и Элленберга:

$$G = -\frac{Eg \cdot 100}{Et},$$

где G — числовое значение (la valeur numérique) рассматриваемой группы, Eg — относительная встречаемость вида (например, вид присутствует в 8 описаниях из 10, использованных для составления таблицы), Et — встречаемость всех видов в общем флористическом списке ассоциации.

Все материалы по семенной продуктивности изученных ассоциаций Славнич распределяет по 17 группам видов. В качестве примера приведем 1-ю, 8-ю и 17-ю группы, как они даны у автора:

1-я : 150—200 семян, весом 50—85 мг, среднее — 200 семян по 60 мг;

8-я : 40 000 семян, весом 0.7—1.3 мг, среднее — 40 000 семян по 1 мг;
17-я : 500—1000 семян, весом 0.06—0.08 мг, среднее 750 семян по 0.07 мг.

Располагая порядковые номера групп в верхней горизонтальной части таблицы, а перечень изученных ассоциаций слева по вертикали, автор заполняет соответствующие графы процентами участия каждой группы в семенной продуктивности ассоциации и получает генеративный спектр последней (см. таблицу, пример спектра).

При сравнении генеративных спектров различных ассоциаций выделяются группы по семенной продуктивности, свойственные определенной ассоциации и не повторяющиеся в других. В приведенном спектре, как и в статье, они выделены рамкой.

Выполненная Славничем работа представляет интерес как новый подход к познанию еще одной стороны структуры сообществ, именно потенций их возобновления за счет семенной продуктивности слагающих сообщество видов.

Вместе с тем, полученные автором цифры семенной продуктивности нельзя считать достоверными, поскольку методика сбора исходных материалов вызывает ряд возражений. Так трудно допустить, что один и тот же вид сорного растения имеет одинаковую семенную продуктивность (среднее по 10 растениям) в посевах зерновых и в пропашных культурах. Таковы, например, по его данным, *Sinapis arvensis* в посеве озимых (1-я асс). и в пропашных культурах (4-я асс.), *Setaria glauca* в ассоциациях 3 и 4 и др. Это противоречит обычной агрономической практике, когда для борьбы с сорняками применяется чередование культур, в частности посевы озимых, в которых жизненность большей части сорных растений подавлена, в связи с чем сильно снижается и их семенная продуктивность. Такое противоречие обнаруживается при сравнении показателей семенной продуктивности отдельных видов по Славничу с аналогичными материалами советских исследователей. По данным Макодзебы и Фисюнова одно растение *Setaria glauca* (L.) P. B. производит до 13 762 семян, по приведенным ими данным Шертлера (1925 г.) — от 2536 до 5522, а по Славничу, в различных ассоциациях одно и то же количество — по 1300 семян.

На примере *Solanum nigrum* L. особенно выявляется несостоятельность исходного положения о постоянстве показателя средней семенной продуктивности. Согласно Славничу, один экземпляр *S. nigrum* производит в среднем 42 000 семян; по данным Макодзебы и Фисюнова — 184 940; по приведенным ими сведениям из Корсмо (1933 г.)— 40 000 и из Муеншера (Muenscher, 1955 г.) 178 000. В то же время средняя семенная продуктивность всей ассоциации, компонентом которой является *S. nigrum* L. (Ass. à *Setaria* et à *Heliotropium europaeum* — Slavnič, 1944), составляет, по данным Славнича, 176 289 семян, т. е. равна продукции только одного растения по данным других авторов.

Кроме того, нельзя считать методически правильным при вычислении семенной продуктивности ассоциации исходить из числа описаний, включающих тот или иной вид, семенная продуктивность которого определялась по его 10 экземплярам. Следовало бы учитывать среднее число особей, т. е. обилие данного вида в ассоциации.

Вообще же при установлении средней семенной продуктивности ассоциации, видимо, следует основываться на продуктивности отдельных видов, которая для каждого из них определяется в пределах исследуемой ассоциации, а не случайно. Построенный на этой основе генеративный спектр более соответствовал бы действительности, чем составляемый по другим исходным данным.

А. В. Калинина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 IV 1963).

581.43 : 581.524 : 44

Willmanns Ottilie. Wurzelstudien in bestimmten Pflanzengesellschaften. Excerpta botanica, sect. B. (Sociologica), Bd. 1, H. 3, 1959 : 213—236. (**О. Вильманс.** Исследования корней в определенных растительных сообществах).

В новом библиографическом журнале «Excerpta botanica» (г. Штутгарт, ФРГ), наряду с интересными подборами геоботанической и фитоценологической литературы по отдельным странам и на отдельные темы (например по ареалам фитоценозов), помещен перечень литературы по корневой системе растений. Как указывает в своем предисловии автор, сотрудник Института прикладной ботаники Тюбингенского университета, перечень не претендует на полноту, как потому, что работы на эту тему очень разбросаны, так и вследствие того, что материалы о корневой системе имеются в статьях, посвященных другим проблемам. Автор оговаривает далее, что, в соответствии с харак-

тером журнала, в перечень включены лишь статьи и книги о результатах работ, проведенных в определенных сообществах, или содержащие данные об отдельных видах, которые можно связать с определенными сообществами.

Названия работ приведены на языке оригинала в том случае, если эти работы напечатаны на немецком, французском или английском языке. Названия других работ даны также на языке оригинала с переводом на немецкий; в том случае, если статья снабжена резюме на одном из трех перечисленных языков, для этой цели использован заголовок резюме. Исключение сделано для работ, опубликованных на русском языке: в случае отсутствия резюме, названия их даны только по-немецки.

В том случае, если из заголовка работы неясно, какие растительные сообщества в ней рассматриваются, то после названия ее и соответствующих библиографических данных автор обзора приводит в скобках указание на исследованные сообщества.

В перечень включены 120 работ (монография Браун-Бланке о растительности Восточных Пиренеев приведена дважды — для Франции и для Испании), распределяющихся по странам так:

Британские острова	— 12	Дания	— 1
Германия (ГДР и ФРГ)	— 46	Швейцария	— 3
Австрия	— 1	Китай	— 1
Чехословакия	— 3	Япония	— 1
Польша	— 2	Азиатская Турция	— 1
Венгрия	— 3	Палестина	— 2
Франция	— 7	Северная Африка	— 2
Италия	— 1	США	— 14
Испания	— 1	Аляска	— 1
СССР	— 4	Бразилия	— 1
Финляндия	— 11	Ява	— 1
Швеция	— 1	Австралия	— 1

Следует сразу же подчеркнуть, что рассматриваемая библиография составлена весьма неудачно. Основным ее недостатком является крайняя неполнота и случайный подбор литературы. Так, для СССР приведены всего 4 работы (не считая единственной статьи, относящейся, по мнению автора, к Китаю, принадлежащей М. В. Культиасову и выполненной в Узбекистане), а именно — статьи В. Д. Александровой (Бот. журн., 1958), И. М. Васильева (Planta, 1931), М. С. Шалыта (Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, т. 6, 1950), М. С. Шалыта и А. А. Калмыковой (Бот. журн., 1935). Не упомянуты сотни других работ, перечислить которые в рецензии нет возможности. Напомним лишь о многочисленных исследованиях подземной части лесных деревьев, кустарников и трав, выполненных сотрудниками Института леса АН СССР, Экспедиции по полезащитному лесоразведению, Института лесоводства АН УССР и других учреждений, о ризологических исследованиях луговых, степных и пустынных фитоценозов и их компонентов и т. д.

Для Чехословакии приведены лишь три работы. Между тем, ученые этой страны (J. Jeník, S. Najmr, F. Slavoňovský, G. Tjaglo и др.) опубликовали множество работ по рассматриваемому вопросу.

Для США, где ряд ризологов (J. Weaver, J. Cannon и многие другие) опубликовал за последние 50 лет сотни работ, в большинстве из которых рассматривается корневая система растений в фитоценозах, в библиографию, как уже отмечено, включено лишь 14 работ за период с 1913 по 1958 гг.

В итоге, рецензируемая обзорная библиография менее полна, чем списки цитированной литературы в отдельных более или менее крупных статьях по рассматриваемому вопросу, дает неверное представление об объеме ризологических исследований в разных странах и не может быть признана удовлетворительной.

М. С. Шалыт.

Крымский государственный
педагогический институт
им. М. В. Фрунзе,
г. Симферополь.

(Получено 9 III 1962).

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ СЕРГЕЕВИЧА СТАНКОВА

(13 VII 1892—14 X 1962)

14 октября 1962 г. в Москве, на 71-м году жизни, скончался доктор биологических наук, профессор Московского университета Сергей Сергеевич Станков — видный ученый, плодотворно работавший в области флористики, ботанической географии и истории ботаники.

С. С. Станков родился 13 июля 1892 г. в селе Катунки Чкаловского (б. Балахнинского) района Горьковской (б. Нижегородской) области в семье учителя. По окончании начальной школы учился в Нижегородской гимназии, которую окончил в 1911 г. В том же году он поступил на естественное отделение физико-математического факультета Московского университета, а в 1916 г. закончил его, получив диплом первой степени за сочинение о полиэмбрионии у *Nothoscordum fragrans* Kunth. В университете он слушал лекции и работал под руководством таких крупных ученых, как М. И. Голенкин, Ф. Н. Крашенинников, Л. И. Курсанов. По окончании университета С. С. был оставлен при кафедре Голенкина для подготовки к профессорскому званию. С согласия Голенкина, весной 1917 г. С. С. уехал в Крым и поступил на работу в Никитский ботанический сад, директором которого в то время был Н. И. Кузнецов, а Ботаническим кабинетом сада заведовал Е. В. Вульф. В должности помощника ботаника С. С. работает в Никитском саду до 1922 г., а затем переезжает в г. Нижний-Новгород (ныне Горький), где избирается профессором кафедры морфологии и систематики растений Нижегородского государственного университета. В 1923 г. он утверждается государственным ученым советом в звании профессора и с тех пор непрерывно работает в Нижегородском, (впоследствии Горьковском) университете до 1947 г. Здесь он читает лекции по общей ботанике, морфологии, систематике и географии растений; ведет специальные курсы по ботанической географии СССР, истории систематики растений, растительности горных стран; организует при своей кафедре хорошо оборудованную ботаническую лабораторию с большим гербарием (свыше 70 тысяч гербарных листов) и специальной библиотекой. В этой лаборатории под его руководством сотрудники его кафедры выполняют целый ряд интересных исследований, главным образом по флоре и растительности Горьковской области. Некоторые из них были оформлены в качестве докторских и кандидатских диссертаций. Вместе с тем С. С. очень много сил и энергии отдает организации научных работ в Горьковской области. Он принимает самое непосредственное участие в организации различного рода экспедиций (почвенных, геологических, геоботанических, зоологических) в пределах этой области, выполняет большую редакторскую работу по подготовке к печати их материалов. В 1933 г. по его инициативе и под его руководством при Горьковском университете организуется ботанический сад на площади 250 га. Теперь в этом саду культивируется уже свыше трех тысяч различных видов и сортов растений. Сад издает свои каталоги семян для обмена с другими советскими и зарубежными ботаническими садами.

В 1947 г. С. С. переходит на работу в Московский университет, где по конкурсу он был избран заведующим кафедрой геоботаники. Этой кафедрой он руководит почти 12 лет. В это время он читает лекции главным образом по географии растений, которые пользуются неизменным успехом у студентов, много работает по вопросам истории ботаники, а также над определителем растений европейской части СССР. С 1959 г., после избрания заведующим кафедрой геоботаники С. Н. Тюремнова, он остается профессором этой кафедры, продолжает работать и читать лекции до конца своих дней.

С. С. за время своей творческой деятельности опубликовал свыше сотни работ. Наиболее значительные из них относятся к флористике, истории ботаники и ботанической географии. В качестве флориста он известен как соавтор и редактор «Флоры Крыма» — капитального издания, начатого Никитским ботаническим садом по инициативе и по плану Е. В. Вульфа, а также как автор «Определителя высших растений европейской части СССР», (включающего более 5 тысяч видов), составленного на основе аналогичного труда В. И. Талиева.

По истории ботаники С. С. Станкову принадлежит целая серия интересных научных и научно-популярных статей, посвященных таким выдающимся натуралистам, как К. Линней, А. Декандоль, Р. Браун, А. Гумбольдт, М. В. Ломоносов, В. В. Докучаев, К. А. Тимирязев, Н. И. Вавилов, В. В. Алехин, И. Д. Чистяков, С. П. Крашенинников.

Как ботанико-географ Станков сделал очень крупный вклад в дело изучения растительного покрова Горьковской области, и не только непосредственно своими собственными исследованиями, но главным образом путем широкой организации этого дела, привлечения внимания к нему областных административно-хозяйственных учреждений. Нижегородская геоботаническая экспедиция, работавшая в течение трех лет (1926—1928 гг.) под руководством В. В. Алехина, успешным завершением своих исследований в значительной мере обязана энергичному и постоянному содействию, которое ей оказывал Станков как ученый секретарь Ассоциации по изучению производительных сил области.

В годы Великой Отечественной войны он переключает свое внимание на мобилизацию растительных ресурсов для нужд народного хозяйства. В печати появляются его статьи и книги по различным группам дикорастущих полезных растений (лекарственные, масличные и др.), в том числе и общесоюзные сводки по этим растениям.

Выше уже были указаны работы С. С. по флоре Крыма. Безусловно необходимо отметить его исследования и по растительности Южного Крыма — этого весьма своеобразного средиземноморского участка в пределах нашей Родины. Он первый установил, что здесь нет маквиса, свойственного типичным странам Средиземноморья, обстоятельно обосновав такой вывод в специальной статье «Есть ли на Южном берегу Крыма формация maquis?». Большой интерес представляют его работы по можжевеловым лесам, степным и нагорным ксерофитам сухих крымских субтропиков. В 1954 г. на 8-м Международном конгрессе ботаников в Париже он выступил с докладом об основных закономерностях структуры растительного покрова Крыма. В результате поездки на этот конгресс (в составе делегации советских ботаников) С. С. опубликовал краткие хорошо иллюстрированные научно-популярные очерки о некоторых природных ландшафтах средиземноморских стран (Корсика, мыс Антиб, Монако), а также небольшую статью о декоративных растениях, слагающих зеленый наряд Парижа.

В 1957 г. по приглашению Венгерской Академии наук С. С. выезжает в Будапешт для участия в научной сессии, посвященной 200-летию со дня рождения выдающегося венгерского ботаника П. Китайбеля. В том же году он посещает Болгарию, где в течение месяца знакомится с ее флорой и растительностью. Таким образом, диапазон его ботанико-географических наблюдений становится все более и более широким.

Заканчивая краткий обзор жизни С. С. Станкова, нельзя не отметить его участия в различных общественных организациях. Он был членом Совета ботанических садов при Академии наук СССР, а также комитетов, организованных в связи с 250-летием со дня рождения Линнея и 100-летием со дня смерти Гумбольдта. Будучи в г. Горьком, он неоднократно избирался депутатом Городского совета, часто читал публичные лекции для широкой аудитории, выступал на страницах местных газет с многочисленными статьями по планированию и организации науки.

Большая научная и общественная деятельность С. С. Станкова была отмечена высокими правительственными наградами — орденом Ленина, орденом Трудового Красного Знамени и медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне».

Обладая широкой эрудицией, он благожелательно относился к людям, никогда не отказывал в советах, в помощи.

Его светлый образ останется в сердцах всех, близко знавших его.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ С. С. СТАНКОВА

1917

Волшебный сад (Никитский сад в Крыму). «Природа и люди», № 29—30.

1919

Растительность Парагельмена и Гелин-Кая. В кн.: Е. В. Вульф «К флоре вершин Крымских гор». Тр. Нац. заповедн. в Крыму. Симферополь.

1920

К вопросу о синонимике крымской сосны. Зап. Крымск. общ. естествоиспыт., 7.

О некоторых новых и интересных для флоры Южного берега Крыма видах. Зап. Крымск. общ. естествоиспыт., 7.

1922

Из ботанического кабинета Никитского ботанического сада. Зап. Ялтинск. Ест.-истор. муз., 1.

Отчет о научной деятельности гербария Никитского ботанического сада за 1920—1921 гг. Бюлл. герб. Никитск. бот. сада, 1.

Список растений, собранных в Крыму Н. П. Партанским. Бюлл. герб. Никитск. бот. сада, 2.

1923

Новый для флоры России вид *Ophrys* из Крыма. Бот. матер. герб. Главн. бот. сада, 23—24.

1924

Растительный покров России как естественная производительная сила страны. Рабоч. творчество, 7. Н. Новгород.

1925

О некоторых характерных культурных и одичавших растениях Южного берега Крыма. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 14, 4.

Растительный покров губернии. Сб. Нижегородск. край. Ч. 1, Природа. Н. Новгород.

Скипидарное дерево *Pistacia mutica* F. et M. в Крыму. Зап. гос. Никитск. бот. сада, 8.

1926

Есть ли на Южном берегу Крыма средиземноморская формация maquis? Изв. Нижегородск. гос. унив., 1.

К познанию кустарниковых зарослей Южного Крыма. В кн.: Дневник Всесоюзн. съезда ботаников.

Материалы для флоры Нижегородского Заволжья. Произв. силы Нижегородск. губ., 5.

Очередные задачи изучения производительных сил Нижегородской губернии. Произв. силы Нижегородск. губ., 3.

Очередные задачи изучения производительных сил Нижегородской губернии. Вторая губерн. конф. по изуч. произв. сил. Тез. докл.

Природные условия Нижегородской губернии. Нижегородск. ежегодник.

Растительность Южного берега Крыма. Крым, 2.

Южный берег Крыма. Ботанические экскурсии по Крыму. Н. Новгород.

1927

А. Я. Садовский и изучение производительных сил. Изд. Археологич. комисс. Н. Новгород.

Александр Яковлевич Садовский. Произв. силы Нижегородск. губ., 4.

Ассоциации по изучению производительных сил Нижегородской губернии. Нижегородск. хоз., 8.

Две гибридных формы из Крыма. Изв. Главн. бот. сада, 26, 5.

Итоги изучения естественных производительных сил Нижегородской губернии в связи с ее хозяйством. Изв. Нижегородск. гос. унив., 2.

Коллекторы и коллекции по флоре Нижегородской губ. Произв. силы Нижегородск. губ., 6. (Совместно с З. М. Елеваторской).

Обзор литературы по флоре Крыма. Крым, 1 (3).

1928

Заметка о *Bromus fibrosus* Hack. из Крыма. Изв. Главн. бот. сада, 27, 5—6.

Мысли вслух о Никитском ботаническом саде. Крым, 2 (7).

О некоторых новых и интересных для флоры Южного берега Крыма видах (критические заметки). Изв. Нижегородск. гос. унив., 2.

Растительность Заволжья Нижегородского и Городецкого уездов и суглинисто-песчаного Заочья. Произв. силы Нижегородск. губ., 9.

1929

Растительность юго-западного правобережья Ветлужского уезда. Произв. силы Нижегородск. губ., 13.

Три года работы Ассоциации по изучению производительных сил губернии. Четверт. конф. по изуч. произв. сил Нижегородск. губ. Тез. докл. Н. Новгород. (Совместно с А. М. Горбачевым).

1930

Итоги работ Нижегородской ассоциации по изучению произв. сил. Нижегородск. хоз., 4.

Основные моменты организации научно-исследовательской деятельности в крае. Нижегородск. край, 7—8.

От мыса Айя до Феодосии. Краткий предварительный отчет о ботанико-географических исследованиях Южного Крыма летом 1929 г. Бюлл. гос. Никитск. бот. сада, 4.

1931

Д. С. Аверкиев. На ботанической экскурсии в Желнино. Н. Новгород. (Предисловие).

1933

Дикорастущие масличные растения Горьковского края. Сов. бот., 3—4. (Совместно с О. Н. Шалыгановой и М. Н. Бохоновым).

Основные черты в распределении растительности Южного Крыма. Бот. журн., 18, 1—2.

1934

О научно-исследовательской работе Горьковского государственного университета. Горьковский край. (Совместно с М. Т. Греховой).

Grundzug der Anordnung in der Pflanzenwelt der Südkrim (von Sewastopol bis Feodosia). Bot. Jahrbuch, 64, 1—2.

1935

Дикорастущие масличные растения Горьковского края. Горький. (Совместно с О. Н. Шалыгановой и М. Н. Бохоновым).

Карта современного и восстановленного растительного покрова Горьковской области. Под ред. В. В. Алехина. М.—Л. (Соавтор).

О растительности Южного берега Крыма. В кн.: Советская реконструкция Южного берега. Симферополь.

Природа Горьковского и Кировского краев. Горький. (Предисловие и редакция).

1936

Задачи, цель и структура организуемого в Горьком ботанического сада. В кн.: Эскизный проект ботанического сада Горьковского государственного университета. Горький.

Очерки физической географии Горьковского края. Горький.

Пятилетие Горьковского университета. Горьковский край, 8—9.

Растительные ландшафтные зоны СССР. Горький.

Роль Дарвина в истории биологических наук. Горький.

1937

Очерки физической географии Горьковского края. Изд. 2-е, испр. и дополн. Горький.

Физико-географические черты Горьковской области. Горьковская область, 10.

1938

Горьковский государственный университет. Горьковская область, 11.

Растительность Крыма. Больш. Сов. Энцикл., 35.

1939

О нагорных и степных ксерофитах Южного Крыма в связи с географической изменчивостью можжевеловых лесов между Ласпи и Карадагом. Бот. журн., 24, 5—6.

1940

80-летние итоги изучения флоры и растительности Крыма. Изд. Моск. общ. испытат. прир.

Никитский сад. Больш. Сов. Энцикл., 42.

Христиан Христианович Стевен. Изд. Моск. общ. испытат. прир.

1941

Еще о географической изменчивости можжевеловых лесов Южного берега Крыма между Ласпи и Карадагом. Бот. журн., 26, 2—3.

Сбор, сушка и культура лекарственных растений в Горьковской области. Горький. (Совместно с Л. В. Тиховым).

1942

Памятка школьника по сбору лекарственных растений. Горький.

Сбор, сушка и заготовка лекарственного сырья. Горький.

1943

Сбор, сушка и заготовка лекарственных растений в Горьковской области. Горький.

1944

Дикорастущие масличные растения СССР. М.

1945

Наши лекарственные растения и их врачебное применение. Горький. (Совместно с Н. В. Ковалевским).

Тимирязев и физиология растений. Горький.

1946

Дикорастущие полезные растения СССР. М.

Профессор Иван Дорофеевич Чистяков и его предшественники в Московском университете. Бюлл. Моск. общ. испытат. прир., 55, 2.

1947

Докучаев и география. Изв. Всесоюзн. географ. общ., 79, 2.

Ивовые, Тутовые, Крапивоцветные, Крестоцветные. В кн.: Е. В. Вульф «Флора Крыма», II, 1. М.—Л.

Полуторавековые итоги изучения растительного покрова Крыма. Советский Крым, 5.

1950

Итоги флористического исследования в заповедниках РСФСР и задачи дальнейшего изучения их флоры. Тр. Всеросс. совещ. заповедн. М.

1951

В. В. Алехин. Растительность СССР. М. (Редакция и предисловие).

Дикорастущие полезные растения СССР. Изд. 2-е исправл. и дополн. М.

Еще о пигмеях. К охотникам за растениями. О занимательной ботанике и ее авторе. В кн.: А. В. Цингер «Занимательная ботаника». Изд. 5-е, М. (Редакция и дополнения).

Определитель высших растений европейской части СССР. М. (Составлен на основе определителя В. И. Талиева).

Очерки физической географии Горьковской области. Изд. 3-е, исправл. и дополн., Горький.

Флора Крыма, 1, 4. (Редакция и предисловие с некрологами памяти Е. В. Вульфа и В. П. Малеева).

1952

Наши лекарственные растения. Изд. 2-е, исправл. и дополн., Горький. (Совместно с Н. В. Ковалевским).

Физико-географический очерк Горьковской области. Больш. Сов. Энцикл., 12.

1953

Е. В. Вульф: Флора Крыма, II, 3. (Редакция и соавторство).

Путеводитель по ботаническому саду Московского университета. М. (Редакция и соавторство).

Растительность Крыма. Больш. Сов. Энцикл., 35, изд. 2-е.

Растительный покров Крыма и основные закономерности его структуры. Тез. докл. советск. делег. на 8 Международн. бот. конгрессе.

1955

Линней, Руссо и Ламарк. М.

1957

Карл Линней — выдающийся шведский натуралист (к 250-летию со дня рождения). М.

Карл Линней. Наука и жизнь, 5.

Линней и его эпоха. Природа, 7.

На мысе Антиб и в Монако. Природа, 3.

Определитель высших растений европейской части СССР. Изд. 2-е, исправл. и дополн., М.

С. П. Крашенинников, И. Д. Чистяков, В. В. Алехин, К. А. Тимирязев. В кн.: Выдающиеся отечественные ботаники. М.

У истоков географии растений. Тр. инст. истории естествозн. и техн. 14, истор. биолог. наук, 2.

1958

Е. В. Вульф. «Флора Крыма», III, 1. (Редакция и соавторство).

Карл Линней. В сб. работ к 250-летию со дня рождения. М.

Корсика (8 Международн. конгресс ботаников в Париже). Природа, 3.

1959

Дополнения к I тому «Флора Крыма». Ялта. (Редакция, совместно с Н. И. Рубцовым).

Некоторые вопросы озеленения и интродукции декоративных растений в Париже. В сб. «Охрана природы и озеленение, 1.

1960

Е. В. Вульф: Флора Крыма, II, 2. (Редакция и соавторство).

Из истории вопроса о происхождении культурных растений (Роберт Браун, Альфонс Декандоль, Н. И. Вавилов). В сб.: Вопросы эволюц., биогеогр., генет. и селекц. М.—Л.

Линней Карл. Больш. Медицинск. Энцикл., 16.

1961

Ломоносов и ботаника. Вестн. Моск. гос. унив., 6, биолог. и почвовед., 5.

Мир растений и его значение для человека. Изд. «Знание», М.

Н. И. Рубцов.

Никитский
ботанический сад,
г. Ялта.

(Получено 22 XI 1962).

ХРОНИКА

(633.2/1.3+631.553) 006.3

Т. К. Гордеева

ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ-СЕМИНАР ПО УЛУЧШЕНИЮ ПРИРОДНЫХ КОРМОВЫХ УГОДИЙ И СОЗДАНИЮ КУЛЬТУРНЫХ ВЫСОКОПРОДУКТИВНЫХ ПАСТБИЩ И СЕНОКОСОВ

Одним из наиболее важных резервов укрепления кормовой базы общественного животноводства являются природные сенокосы и пастбища, общая площадь которых, не считая площади оленьих пастбищ, составляет 370.7 млн га, т. е. более чем в 1.5 раза превышает площадь пашни.

Поставленная партией и правительством задача добиться 90 кг мяса и 470 кг молока в год на душу населения требует значительной интенсификации использования не только пахотных, но и природных кормовых угодий. Поэтому созыв Министерством сельского хозяйства СССР и Институтом кормов совещания-семинара по улучшению природных кормовых угодий и созданию высокопродуктивных пастбищ и сенокосов был чрезвычайно необходимым и своевременным.

Совещание проходило с 25 по 29 марта 1963 г. в г. Москве. Его целью являлось ознакомление с итогами работ научно-исследовательских учреждений и учет передового опыта по улучшению природной кормовой базы, а также обсуждению подготовленных Институтом кормов к совещанию следующих материалов, отпечатанных на ротаторе и розданных участникам совещания:

А) предложений по улучшению природных кормовых угодий и созданию высокопродуктивных пастбищ и сенокосов (представляются для решения Министерства сельского хозяйства);

Б) рекомендаций по преобразованию природных кормовых угодий в высокопродуктивные пастбища и сенокосы;

В) методических указаний по учету продуктивности пастбищ, выраженной в в центнерах сухой массы, кормовых единицах и переваримом протеине.

В работе приняли участие представители министерств с.-х. и заготовок, научно-исследовательских и учебных сельскохозяйственных институтов, опытных станций, госкомиссии по сортоиспытанию лугово-пастбищных трав, комиссии с.-х. техники; агрономы и директора совхозов и колхозов и др. Всего в совещании приняло участие около 250 человек.

Совещание открыл начальник управления науки Министерства сельского хозяйства проф. **С. А. Воробьев.**

Обзорный доклад «Основные итоги работ научно-исследовательских учреждений и задачи по улучшению природных кормовых угодий и созданию на них культурных высокопродуктивных пастбищ и сенокосов» сделал директор Института кормов **А. И. Тютюнников.**

В своем докладе он указал, что отставание животноводства от намеченных планов объясняется недостатками в организации кормовой базы. Несмотря на расширение посевов кукурузы, сахарной свеклы, бобовых, еще нередко получают недостаточный их урожай и плохо используют важный резерв производства — природные кормовые угодья. В СССР, помимо названных выше 370 млн га природных кормовых угодий прямого пользования, под выпас используются еще 40—60 млн га лесов, песков, солончаков и др. угодий побочного пользования. Если повысить урожай этих угодий всего на 1 ц/га, то производство кормов увеличилось бы на 30—40%. К сожалению, критика травопольной системы земледелия была понята как критика травосеяния вообще, в том числе и улучшения природных кормовых угодий со всеми вытекающими из этого последствиями. Докладчик назвал ряд институтов и опытных станций, в которых за последние 2 года работы по улучшению кормовой базы были ослаблены или совсем прекращены, несмотря на то, что из 254.9 млн га обследованных угодий, составляющих 69% всей их площади в Советском Союзе, 81.8 млн га или 32.1% стали непригодными для использования из-за закустаренности, заболоченности, кочковатости и т. д. Докладчик привел ряд данных, показывающих, что в колхозах и совхозах на культурных пастбищах получено по 4000—5000 и более кормовых единиц себестоимостью 1—1.5 коп. каждая.

Тютюнников призывал в ближайшее время добиться резкого повышения урожайности природных кормовых угодий, применяя меры их поверхностного и корен-

ного улучшения, исходя из конкретных условий; неотложной задачей также является расширение семеноводства и селекция кормовых трав. Докладчик призывал ученых:

1) дальше совершенствовать комплекс агроприемов по созданию и рациональному использованию сенокосов и пастбищ с учетом природных особенностей зон и районов;

2) разработать приемы ускоренного выведения и вывести высокоурожайные и долголетние с высокой отавностью сорта кормовых растений для создания сеяных и улучшения природных сенокосов и пастбищ;

3) разработать мероприятия и систему машин для лугомелиоративных работ;

4) изучить особенности питания луговых трав и создать систему удобрения лугов с целью получения 7—10 тыс. кормовых единиц с гектара при высоком содержании протеина;

5) изучить химический и биохимический состав луговых трав, а также провести их физиологическую оценку с целью разработки мероприятий по получению корма определенного состава и его наиболее рационального использования;

6) изучить закономерности сезонной и разногодичной динамики сеяных и природных растительных группировок под влиянием различных приемов использования и ухода;

7) исследовать эколого-биологические и эколого-физиологические свойства культурных и основных дикорастущих кормовых растений;

8) изучить дерновой процесс и разработать приемы, устраняющие отрицательные последствия его проявления.

В прениях по основному докладу выступило 45 человек. Интересные и содержательные доклады были сделаны сотрудниками научно-исследовательских институтов прибалтийских республик.

Так, **Р. И. Тоомре, И. Ю. Юриссон, А. Р. Адоян** (Эстонский научно-исследовательский институт земледелия и мелиорациии) в своих сообщениях призывали к экономической оценке пастбищной растительности и борьбе за снижение себестоимости кормов. В Эстонии почти нет ни одного хозяйства, где бы не было культурных пастбищ. Правильно используя удобрения, эстонские специалисты в большинстве случаев добились устойчивых урожаев на своих пастбищах. Снижение себестоимости корма привело к значительному снижению себестоимости молока. Так, в хозяйствах, где удельный вес культурных пастбищ приближается к 50%, себестоимость 1 ц молока равняется 9 руб., а в хозяйствах, где культурных пастбищ 85%, — 5руб.

Представитель Латвийского научно-исследовательского института животноводства и сельского хозяйства **П. П. Поммерс** остановился на роли удобрений в улучшении пастбищ, о необходимости и обязательности пастбищеоборотов, подверг критике установившееся мнение о том, что стравливание в год посева понижает урожай. Проведенные опыты показывают, что при нормально развитом вегетативном побеге и умеренном стравливании это не приводит к ухудшению пастбищ.

Профессор Литовского научно-исследовательского института земледелия **И. М. Тонкунас** сообщил о том, что в опытах института на пойменных лугах наибольший эффект дает применение 2—3 ц/га калийной соли и 3 ц/га суперфосфата.

З. П. Савкина (Институт сельского хозяйства Крайнего Севера) доложила о больших работах, проводимых на Крайнем Севере по уничтожению кустарников при помощи гербицидов, однако отметила, что очень медленная уборка отмерших кустарников ведет к нарушению травостоя.

Не менее важной задачей на Крайнем Севере является полное использование пойм для заготовок сена, так как на них можно получить от 25 до 50 ц/га.

Д. А. Иванов (Научно-исследовательский институт с. х. Северо-Запада) рассказал о весьма удачном опыте создания культурных пастбищ в опытном хозяйстве «Белогорка». В текущем году в Ленинградской области должны быть созданы культурные пастбища на площади 45 тыс. га.

Проф. **А. Л. Семенов** (Институт земледелия Белоруссии) сообщил, что на культурных пастбищах в 1962 г. было получено до 10 000 кормовых единиц с га, клевера дали прекрасные урожаи (45 т зеленой массы с первого укоса).

Заведующий лабораторией луговодства Украинского научно-исследовательского института земледелия **Н. В. Куксин** сообщил, что при ускоренном залужении на площади в 40—50 тыс. га в Украинской ССР получены урожаи в 30—40 ц/га сена. Он считает, что залужение в условиях Украины надо проводить после 2—3-летнего посева однолетних культур.

Об освоении солонцов под культурные сенокосы рассказали совещанию **З. С. Акимцева** (Сибирский научно-исследовательский институт животноводства) и **М. Д. Константинов** (Оренбургский научно-исследовательский институт молочно-мясного хозяйства). В настоящее время после распашки солонцов были получены урожаи от 20 до 35 ц/га сена, т. е. в 4—5 раз больше, чем на природных травостоях.

Т. А. Панкрашкина (Всесоюзный научно-исследовательский институт зернового хозяйства) сообщила о напряженном положении с кормами в Целинном крае. Проведенные опыты по улучшению природных сенокосов и пастбищ показали, что там

более эффективным способом является не поверхностное, а коренное улучшение. Урожай травосмесей с эспарцетом, люцерной, житняком и донником были 20 ц/га и выше.

Значительное количество выступлений было посвящено результатам улучшения естественной кормовой базы в Среднеазиатских республиках.

Н. И. Захарьев (АН Киргизской ССР), **И. В. Выходцев** (Институт ботаники АН Киргизской ССР), **А. И. Гусарова** (Институт животноводства и ветеринарии) рассказали о создании культурных пастбищ и сенокосов в условиях орошаемого земледелия, об освоении и преобразования горных пастбищ, о применении гербицидов для уничтожения вредных и сорных растений на пастбищах. Гусарова выразила также сожаление, что Институт кормов за последнее время значительно ослабил общее руководство работами по улучшению природной кормовой базы.

Чл.-корр. АН Туркменской ССР **Н. Т. Нечаева** в своем выступлении обратила внимание на то, что за последние годы созданы многолетние пастбища путем подсева трав и полукустарничков на приколодезных участках и на распашке, на площади в 1000 га, однако дальнейшее расширение этих работ идет медленно. Она считает, что необходимо обратить внимание на исследования по прогнозированию урожаев на пастбищах.

Л. Н. Морозов (Узбекский пастбищно-мелиоративный трест) и **Г. А. Сергеева** (Министерство заготовок Узбекской ССР) рассказали о работах по обводнению и улучшении пастбищ. Учеными Узбекистана разработаны приемы создания лесозащитных пастбищ из саксаула, улучшения эфемеровых пастбищ и созданы пункты оазисного орошаемого земледелия. В настоящее время такие пастбища созданы на площади свыше 3000 га.

По сообщению начальника Управления пастбищ отгонного животноводства и Министерства заготовок **Б. В. Фридолина**, в Таджикистане 76% площади всех сельскохозяйственных угодий занято пастбищами. В республике на отгонных пастбищах проведены большие работы по обводнению. Для обслуживания отгонного животноводства организованы станции, в состав которых входят разные специалисты, однако отсутствует агроном-кормовик.

От Министерства сельского хозяйства Казахской ССР выступил **Ю. М. Нагорный.** В этой республике 180 млн га природных кормовых угодий, из них пастбищ 171 млн га и сенокосов 9 млн га. В ближайшее время на них планируется содержание более 100 млн голов овец и 12 млн голов крупного рогатого скота. Емкость пастбищ сейчас 60 млн голов. Территория пастбищ очень слабо обводнена. Пастбища используются на 40—50%. Полное обводнение территории по намеченному плану обеспечит кормами еще 20 млн голов. Остальной недостаток кормов должен быть пополнен за счет улучшения пастбищ. Наиболее эффективным считается коренное улучшение. К 1965 г. под коренное улучшение запланировано около 6 млн га. В связи с этим особенно остро встает вопрос о семеноводстве, которое было непростительно запущено в последние годы.

Интересные данные по использованию отходов нефти в качестве ростовых веществ при улучшении пастбищ сообщил **Т. Г. Манафов** (Министерство заготовок Азербайджана); применение указанных веществ дает прибавку в урожае от 40 до 100% (в среднем 40—50%).

Выступление **Ш. М. Агабабяна** (Армянский научно-исследовательский институт животноводства) было посвящено работам по улучшению естественной кормовой базы, которыми Отдел лугов и пастбищ института занимается в течение 30 лет. Точными опытами установлено, что в горных районах сбор сена можно довести до 50 ц/га, однако достижения науки очень плохо внедряются в практику. Для ликвидации этого разрыва в институте создана специальная группа из квалифицированных старших научных сотрудников, которая занимается внедрением. Уже в этом году, под руководством этой группы, будет улучшено 10 тыс. га. Большое внимание в работах Отдела отведено изучению аминокислотного и углеводного состава травостоев кормовых угодий.

Действительный член ВАСХНИЛ, проф. **И. В. Ларин** отметил, что необходимо стремиться получать не только высокие урожаи кормовых культур, но и низкие по себестоимости кормовые единицы и переваримый белок. Только разумное сочетание того и другого выявит, что надо выращивать в первую очередь. Правильно созданные культурные пастбища и злаково-бобовые травосмеси в ряде районов могут быть более экономически выгодными, чем посевы пропашных кормовых культур. Он считает, что в лесной зоне основой кормопроизводства должны быть культурные пастбища и посевы клеверов. Исключительная роль в создании устойчивой кормовой базы принадлежит освоению солонцов и их комплексов с другими почвами; таких почв в СССР свыше 100 млн. Кроме того, необходимо усилить внимание: в азиатской лесостепи, степной и полупустынной зонах созданию правильного лиманного орошения, в лесостепи и степи европейской части — освоению под сенокосы и пастбища склонов балок, и в пустыне — организации оазисного орошаемого земледелия с выращиванием на корм в первую очередь люцерны. Он считает также, что на пахотных песчаных и супесчаных почвах, подверженных ветровой эрозии, необходимо создание чересполосного земледелия с чередованием полос посева однолетних растений и многолетних трав. Таких почв в СССР около 16 млн га.

Учитывая исключительно большую роль в кормопроизводстве природных кормовых угодий, Ларин внес предложение преобразовать Всесоюзный институт кормов (ВИК) во Всесоюзный институт сенокосов и пастбищ и создать такой же институт в Казахской ССР. Он обратил внимание участников совещаний также на необходимость подготовки агрономов-луговодов в ВИКе и в ряде других сельскохозяйственных институтов.

Вопросам подготовки кадров были посвящены выступления проф. **Н. Г. Андреева** (Тимирязевская с.-х. академия), проф. **П. П. Бегучева** (Волгоградский с.-х. институт), **А. А. Плешакова** (Курганский с.-х. институт). Андреев, кроме того, сообщил интересные данные об использовании стоячих, бытовых вод на выродившихся лугах для повышения их урожайности.

Сотрудники ВИКа **Н. С. Конюшков, И. А. Цаценкин** подчеркнули в своих выступлениях эффективность применения удобрений, показали значение создания переменных 5—6-летних пастбищ, призывали к обязательности планирования (землеустройства) пастбищных земель. Подчеркнули необходимость изучения природных кормовых угодий не только в отдаленных областях и республиках нашей страны, но и в таких как Московская и Ленинградская области.

Кроме указанных выше, в прениях выступили агрономы, председатели колхозов, представители комиссии сельхозтехники, госкомиссии по сортоиспытанию лугово-пастбищных трав, СОПС при Госэкономсовете СССР и др.

В организованных трех секциях были обсуждены и дополнены рекомендации по улучшению природных кормовых угодий по природным зонам СССР, которые затем и были приняты на пленуме совещания.

В заключительном слове Воробьев отметил плодотворную работу совещания и еще раз подчеркнул недостаточность внедрения достижений науки в производство, обратил внимание на необходимость усиления роли ВИКа в руководстве и координации всех работ по улучшению естественной кормовой базы нашей страны.

Перед геоботаниками СССР в связи с предстоящим улучшением естественных сенокосов и пастбищ, встает ряд неотложных задач:

1. Изучать биолого-экономические свойства кормовых растений в пределах всего их ареала, причем особое внимание уделить наиболее ценным в хозяйственном отношении разновидностям, экотипам и др.

Особенно важно выявление и изучение дикорастущих житняков, костров, пыреев, рэгнерии, мятликов, люцерн, эспарцетов, прутняка, черкеза, терескена и других видов растений, вводимых в культуру.

Одновременно с изучением биолого-экологических свойств дикорастущих растений в природной обстановке необходимо ставить изучение их в питомниках.

2. Изучать динамику надземной структуры и растительной массы (урожайности) природных и сеяных сообществ, используемых для целей кормодобывания, с учетом их посезонной и погодичной изменчивости.

Изучать смены растительных сообществ, используемых для сенокошения и пастьбы скота, в зависимости от тех или иных форм хозяйственного режима и мероприятий по их улучшению (осушение, орошение, удобрение), сенокошения (различные сроки), пастьбы скота (тех или иных видов последнего, с различной нагрузкой на единицу площади пастбищ, с различной сезонностью использования).

3. Совершенствовать методики по учету производительности кормовых угодий, разрабатывать новейшие методы обработки полученных данных.

4. Выявлять и изучать массивы ценных дикорастущих растений, пригодных для сбора на них семян.

5. В связи с необходимостью широкого осуществления инвентаризации и паспортизации кормовых угодий геоботаникам необходимо разработать позонально типовые экспликации к картам кормовых угодий, исходя из задач науки и практики.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 III 1963).

56.02 : 582.271(47) : 063

ПЕРВЫЙ КОЛЛОКВИУМ ПО ИЗУЧЕНИЮ ИСКОПАЕМЫХ ХАРОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В СССР

С 29 марта по 2 апреля 1963 г. в Москве, в Геологическом институте АН СССР (ГИН) проходил первый коллоквиум по вопросам изучения ископаемых харовых водорослей. На коллоквиуме присутствовало 19 человек — представители разных городов: Москвы, Киева, Ленинграда, Львова, Ташкента, Алма-Аты, Фрунзе, Свердловска, Еревана, Казани. Из девяти прослушанных докладов четыре были посвящены

морфологии и методике изучения харофитов, а остальные освещали стратиграфические вопросы, показывающие возможность их практического использования.

Во вступительном слове **В. П. Маслов** (ГИН, Москва) отметил своевременность и необходимость данного коллоквиума ввиду того, что за последние годы трудами многих исследователей, в основном зарубежных, были получены новые данные по морфологии, методике и систематике ископаемых харовых водорослей. В докладе «Строение органов плодоношения харовых (современных и ископаемых)» Маслов предложил новую, единую терминологию для изучения ископаемых харофитов, сопоставив ее с терминологией, употребляемой для современных харовых, и ввел новые термины при описании оболочек гирогонитов (обызвествленные женские половые органы). Предложенная терминология была одобрена, и было признано необходимым ее дальнейшее развитие. Благодаря обобщению всех новейших достижений в области изучения ископаемых харофитов и собственных наблюдений Маслову удалось разработать основные методы исследования этой ископаемой группы водорослей и основы их систематики, что и было отражено им в докладе «Методика исследования ископаемых харофитов».

Методические вопросы были затронуты также **Б. В. Поярковым** (Управление геологии и охраны недр при Совете министров Киргизской ССР, г. Фрунзе) в докладах: «О методике изучения девонских харофитов в шлифах» и «Применение статистических методов при изучении ископаемых харовых водорослей». Докладчик подробно остановился на статистических методах, особенно необходимых при разделении очень близких видов и выделении новых. Исследование харовых в шлифах довольно широко применяется многими харологами, в частности при изучении наиболее древних представителей данной группы. Пояркову, благодаря искусно приготовленным шлифам, удалось провести ряд удачных сравнений и высказать предположение о принадлежности родов *Umbella* и *Kwasiumbella* к древним харовым водорослям. Присутствовавшие специалисты поддержали докладчика и признали желательным применение этих двух методик для изучения ископаемых харофитов различных возрастов,

В настоящее время в СССР накопился большой фактический материал, свидетельствующий о том, что харовые широко распространены в отложениях всех систем, начиная с девонской. **Б. В. Поярков** в своем докладе «Девонские харофиты Тянь-Шаня» и **Е. И. Егоров** (Северо-западное геологическое управление, Ленинград) в докладе «Стратиграфия девонских отложений с помощью ископаемых харофитов» на довольно большом фактическом материале показали, как важно изучение харовых при расчленении девона, где они очень широко распространены при частом отсутствии других групп ископаемых. Аналогичный вывод был сделан **Л. Я. Сайдаковским** (Главное управление геологии и охраны недр при Совете министров УССР) в докладе «Харофиты триасовых отложений Русской платформы»: в пределах триаса по харофитам (отдельным видам или группам видов) были выделены различные стратиграфические зоны. В докладе было отмечено, что широкое распространение харовых в континентальных пресноводных или прибрежных солоноватоводных отложениях почти всегда связано с отсутствием или очень редкой встречаемостью других ископаемых. Таким образом, исследования триасовых и девонских харофитов показали, что их с успехом можно использовать для детальной биостратиграфии и что они могут оказать большую помощь геологам при выяснении палеогеографической обстановки.

Интересными были доклады **И. М. Шайкина** (Киевская экспедиция Всесоюзного научно-исслед. геолого-разведочного института) «О харовых водорослях верхнего карбона» и **В. П. Маслова** «Третичные харофиты». Шайкин обратил внимание на недостаточность средств, отпускаемых для изучения этой важной группы ископаемых растений. Масловым была дана филогенетическая и стратиграфическая схема харовых, начиная с девона, и на примере отдельных родов было намечено основное направление в эволюции гирогонита. Докладчик подробно остановился на строении верхушек гирогонитов третичных харовых и на основании этого охарактеризовал два новых рода, обнаруженных им в этих отложениях.

В конце совещания проводилась демонстрация материала по ископаемым харофитам докладчиками и присутствующими. Было принято решение, выдержки из которого мы приводим ниже.

Наиболее детально в СССР изучены харовые триаса Юга Русской платформы, в меньшей степени третичной и девонской систем, а по остальным отложениям имеются лишь отдельные сведения.

Совещание постановило: «Создать при Геологическом институте АН СССР координационный центр по изучению ископаемых харовых водорослей в составе председателя В. П. Маслова и кураторов по харофитам отдельных систем. . . Ввиду того, что данные изучения ископаемых харофитов имеют существенное значение для биостратиграфии и палеогеографии, необходимо широко развернуть исследования харовых водорослей. . . Обратить внимание микропалеонтологов на необходимость сбора и тщательного изучения материала по харофитам, поступающего при микропалеонтологических исследованиях. . . . Совещание обращается ко всем учреждениям и лицам, занимающимся изучением харовых водорослей, с просьбой передать храня-

щиеся у них коллекции голотипов и паратипов в ГИН АН СССР и Киевский государственный университет».

Подводя итоги коллоквиума, важно отметить его большое значение в определении направления работ по изучению ископаемых харовых. Можно надеяться, что изучением ископаемых харовых заинтересуются теперь многие микропалеонтологи и геологи и что это создаст возможность как можно полнее и шире провсдить сборы материала, а также и научные исследования в этой области.

Первое совещание по ископаемым харовым сблизило и объединило небольшую группу исследователей, до сих пор еще разобщенную территориально и ограниченную масштабами выполняемых работ. Подобные коллоквиумы необходимо, конечно, проводить регулярно через каждые два-три года. Это поможет обмену опытом, знакомству с новейшими достижениями в изучении ископаемых харовых и более быстрому решению различных спорных вопросов, сблизит и увеличит круг исследователей.

Л. К. Красавина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 VI 1963)

VOL. XLVIII № 11

NOVEMBER 1963

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

ORIGINAL ARTICLES.

T. K. Goryshina. Experimental ecological analysis of the seasonal rhythms in the nemoral pre-vernal ephemeroids. (8 textfigures) 1569

T. T. Trofimov. On the types of seed germination in some perennial plants (7 textfigures) 1583

F. J. Levina. Vegetation in the belt of «propping» by the waters of the Tzymlianskaya and the Volgograd Reservoirs 1598

S. V. Lyssenko. Studies on the lower plants in the semideserts of the Western Cis-Caspian Area as related to the pedologo-geobotanical investigations. (2 textfigures) 1610

M. I. Savchenko and **L. R. Petrova.** Morphology of barley (*Hordeum vulgare* L.) ovule and some characteristic features of its development. (8 textfigures). 1623

I. N. Yelagin. Autumn defoliation in the woods of the Forest-Steppe Zone (1 textfigure) 1639

CONTRIBUTIONS TO THE NATIONAL ECONOMY OF THE U. S. S. R.

S. A. Kott. Biology of winter-cress (*Barbarea vulgaris* R. Br.) and the measures for its control. (3 textfigures) 1648

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

V. I. Vasilevich. A tentative morphological analysis of the meadow continuum. (2 textfigures). 1653

REPORTS 1660

D. I. Kolpikov. Some new data of experimental investigations of some combinations of the eco-elements of plants in a phytocoenose. (1660). — **T. M. Bushuyeva, O. A. Semikhatova** and **E. P. Bers.** Respiration and oxydative phosphorylation in the mitochondria from the pea seedlings grown under different conditions of calcium nutrition. (1667). — **L. I. Vasiljyeva.** *Salvia reflexa*. Hornem., an immigrant weed. (1 textfigure). (1671). — **V. A. Shirshov** and **S. S. Shain.** On the layer heterogeneity of some perennial herbaceous legumes. (1674). — **O. S. Zhukov.** Experimental production of a fasciated shoot in a remote-cross hybrid cherry (3 textfigures). (1678). — **G. I. Glushchenko.** Embryological investigation of the first stages of development of *Scopolia carniolica* Jacq. (3 textfigures, 2 plates). (1680). — **N. I. Tepla.** Mycoflora of *Phragmites communis* Trin. in the Astrakhan Region. (5 textfigures). (1686). — **E. J. Shershavskaya.** A contribution to the anatomy of three species of *Cypripedium* L. (7 textfigures). (1692). — **N. A. Lebedeva.** Production of polyploids in some self-sterile species of potato. (1696). — **G. N. Zaytzev.** On the germination of honey-suckle (*Lonicera* L. spp.) seeds after different duration of storage. (1 textfigure). (1698). — **E. Z. Kovalj.** A contribution to the study of mycoflora of the State Reservation Kedrovaya Padj (Cedar Valley) (Maritime Territory of the R. S. F. S. R.). (1701).

SURVEY OF LITERATURE . . . . . .

Y. L. Menitzky. On the significance of electron-microscope studies of the sporoderm of pollen grains, of walls of spores and of some other cells for the morphology and taxonomy of plants. (1706).

REVIEWS . . . . . .

A. V. Kalinina. *I. A. Makodzeda* and *A. V. Fisiunov*. Seed production of some weeds. 1962. *Živco Slavnič*. Sur la production de graines dans quelques associations.

Page

des mauvaises herbes du nord de la Yugoslavie. 1962. (1711). — **M. S. Shalyt.** *Ottilie Willmans.* Wurzelstudien in bestimmen Pflanzengesellschaften. 1959. (1713).

OBITUARY . . . . . .

N. I. Rubtzov. To the memory of Sergey Sergeyevich Stankov. (1 portrait). (1715).

CHRONICLE. . . . . .

T. K. Gordeyeva. All-Union conference-seminar on the improvement of the natural grasslands and the creation of high-yielding cultural pastures and hay-lands. (1721). — **L. K. Krasavina.** The first colloquy devoted to the investigation of the fossil *Characeae.* (1724).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Т. К. Горышина. Экспериментально-экологический анализ сезонной ритмики ранневесенних дубравных эфемероидов. (С 8 рис.) 1569
Т. Т. Трофимов. О типах прорастания семян некоторых многолетников. (С 7 рис.). 1583
Ф. Я. Левина. Растительность в полосе подпора водами Цимлянского и Волгоградского водохранилищ 1598
С. В. Лысенко. Изучение низших растений в полупустынях Западного Прикаспия в связи с почвенно-геоботаническими исследованиями. (С 2 рис.). 1610
М. И. Савченко и Л. Р. Петрова. Морфология семяпочки ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития. (С 8 рис.) 1623
И. Н. Елагин. Осенний листопад в лесах лесостепи. (С 1 рис.) 1639

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

С. А. Котт. Биология сурепицы обыкновенной. (С 3 рис.) 1648

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1653

В. И. Василевич. Опыт морфологического анализа лугового континуума. (С 2 рис.). 1653

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ 1660

Д. И. Колпиков. Новые данные по экспериментальному изучению сочетаний экоэлементов растений в фитоценозе. (1660). — **Т. М. Бушуева, О. А. Семихатова, Э. П. Берс.** Дыхание и окислительное фосфорилирование у митохондрий из проростков гороха, выращенных при разных условиях питания кальцием. (1667). — **Л. И. Васильева.** Заносное сорное растение шалфей отогнутый. (С 1 рис.). (1671). — **В. А. Ширшов и С. С. Шаин.** О ярусной разнокачественности некоторых травянистых многолетних бобовых. (1674). — **О. С. Жуков.** Экспериментальное получение фасцированного побега у отдаленного гибрида вишни. (С 3 рис.). (1678). — **Г. И. Глущенко.** Эмбриологическое исследование начальных этапов развития скополии карниолийской. (С 3 рис. и 2 табл. рис.). (1680). — **Н. И. Тепла.** Грибная флора тростника *Phragmites communis* Trin. в Астраханской области. (С 5 рис.). (1686). — **Е. Я. Шершевская.** К анатомии трех видов *Cypripedium*. (С 7 рис.). (1692). — **И. А. Лебедева.** Полученне полиплоидов у некоторых самостерильных видов картофеля. (1696).— **Г. Н. Зайцев.** О прорастании семян жимолости разных сроков хранения. (С 1 рис.). (1698). — **Э. З. Коваль.** К изучению флоры грибов заповедника Кедровая падь (Приморский край). (1701).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 1706

Ю. Л. Мениикий. Значение электронно-микроскопического изучения оболочек пыльцы, спор и других клеток для морфологии и систематики растений (1706).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1711

А. В. Калинина. *А. П. Макодзеба* и *А. В. Фисюнов.* Плодовитость некоторых сорных растений. 1962. *Живко Славнич.* О продуктивности семян в некоторых ассоциациях сорняков севера Югославии. 1962. (1711). — **М. С. Шалыт.** *О. Вильманс.* Исследования корней в определенных растительных сообществах. 1959. (1713).

ПОТЕРИ НАУКИ 1715

Н. И. Рубцов. Памяти Сергея Сергеевича Станкова. (1715).

ХРОНИКА 1721

Т. К. Гордеева. Всесоюзное совещание-семинар по улучшению природных кормовых угодий и созданию культурных высокопродуктивных пастбищ и сенокосов. (1721). — **Л. К. Красавина.** Первый коллоквиум по изучению ископаемых харовых водорослей в СССР. (1724).